Die Berberidaceen und Podophyllaceen.
Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie.

Von

Dr. Georg Tischler.

Mit 30 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Wenn wir ganz unbefangen einmal Berberis vulgaris, Epimedium alpinum und Podophyllum peltatum mit einander vergleichen, so will uns auf den ersten Blick schwer einleuchten, dass diese drei Pflanzen zu einer Familie, nämlich zu den Berberidaceen gehören sollen. Wir haben da bei Berberis einen Strauch mit Lang- und Kurztrieben, welch letztere mit Inflorescenzen dreizähliger Blüten abschließen, bei Epimedium eine krautige Pflanze mit gefiederten Blättern und terminalen Blütenständen zweizähliger, mit eigenartigen »Honigblättern« versehener Blüten und bei Podophyllum ebenfalls eine krautige Pflanze, die zwei schildförmige Blätter trägt, zwischen denen sich eine dreizählige nektarienlose Endblüte befindet.

Es kann nicht überraschen, dass diese so verschieden aussehenden Pflanzen durchaus nicht immer in eine Familie zusammengebracht worden sind. Vielleicht ist es von Interesse, einmal auf die verschiedenen systematischen Umstellungen all der Pflanzen, die jetzt gewöhnlich zu den Berberidaceen gerechnet werden, einzugehen.

Linné hat bei dem Versuche einer Aufstellung von natürlichen Familien, die er in seiner Philosophia botanica vornimmt, Epimedium und Leontice zur Gruppe 28: Corydales, Podophyllum zur Gruppe 30: Rhocades, Berberis mit ? zur Gruppe 50: Trihilatae mit Acer, Aesculus, Staphylaea, Begonia zusammengestellt. Dann wurden von Adanson in seinen »Familles naturelles des plantes« 1759 Berberis, Epimedium, Leontice und Podophyllum mit Chelidonium z. B. in der Familie der Papaveraceen zusammengefasst, eben dahin aber auch u. a. Laurus gebracht. Jussieu begründete 1789 die Familie der »Berberidaceen«, in die er neben Berberis, Epimedium und Leontice auch

mehrere von ihm wenig gekannte Gattungen einreihte, wie einzelne Violaceae, Hamamelidaceae und Anacardiaceae. Podophyllum gehört nach ihm zu den Ranunculaceae, Nandina zu den »genera incertae sedis«.

De Candolle vereinigte dann 1824 in seinem »Prodromus« (110) bei der Familie der Berberidaceen nur solche Pflanzen, die wir auch heute dahin stellen, nämlich Berberis, Mahonia, Naudina, Leontice, Epimedium und Diphylleia; für Podophyllum und Jeffersonia schuf er die Familie der Podophyllaceen, zu der er aber auch Cabomba und Hydropeltis brachte. Er ist zweifelhaft, ob Achlys hierher oder zu den Ranunculaceen in die Nachbarschaft von Actaea zu stellen sei.

Endlicher (111) hob in den »Genera plantarum« 1837 die Familie der Podophyllaceen wieder auf und zog Podophyllum, Jeffersonia und Achlys zu den Berberidaceen, er fügte die zum Teil inzwischen entdeckten Gattungen Bongardia, Vancouveria und Aceranthus hinzu, ließ aber Mahonia nur noch als Section von Berberis bestehen.

Brongniart beließ in seiner »Enumeration des genres de plantes cultivées au Muséum d'histoire naturelle de Paris« 1843 Podophyllum noch bei den Berberidaceen, während Lindley diese Gattung in seinem 1847 erschienenen Werke »Vegetable Kingdom« zu den Ranunculaceen zurückbrachte.

Bentham und Hooker (108) vermehrten in den »Genera plantarum« die Gattungen der Berberidaceen um Caulophyllum, das von Leontice abgetrennt wurde; außerdem zogen sie zu dieser Familie auch die von Decaisne 1837 als eigene Familie hingestellten »Lardizabalaceen«.

Baillon (4) ließ in seiner »Histoire des plantes« 1872 die Namen Mahonia, Aceranthus, Vancouveria, Bongardia und Caulophyllum nur als Sectionsnamen von Berberis, Epimedium und Leontice bestehen, die Lardizabalaceen blieben bei den Berberidaceen, außerdem wurden noch die Erythrospermeen hinzugefügt.

Letztere beiden Gruppen schloss dann Eichler (31) 1876 in seinen »Blütendiagrammen« von den Berberidaceen wieder aus, desgleichen verfuhren Prantl (23) 1891 und Citerne (6) 1892. Ersterer nimmt nur acht Gattungen an, nämlich Berberis, Naudina, Epimedium, Leontice, Podophyllum, Diphylleia, Achlys und Jeffersonia, letzterer dagegen stellte außerdem Mahonia und Caulophyllum als Gattungen wieder her.

Erst nach der letzten größeren Bearbeitung der Berberidaceen wurde allgemeiner durch einen Nachtrag zu den »Natürlichen Pflanzenfamilien« die inzwischen neu entdeckte Gattung Ranzania bekannt (8).

So viel über die Umstellungen, die mit den einzelnen Gattungen vorgenommen wurden.

Es erschien mir nun eine vielleicht dankenswerte Untersuchung zu sein — Herr Geh. Hofrat Pfitzer hätte die Liebenswürdigkeit, mich auf

diese Aufgabe hinzuweisen — festzustellen, ob die Berberidaceen eine »natürliche« Familie bilden oder ob wir sie in 2 oder mehrere zu zerlegen hätten.

Zu diesem Zwecke war es unerlässlich, eine ausführliche Klarlegung ihrer morphologischen und, soweit es nötig schien, auch ihrer anatomischen Verhältnisse vorzunehmen. Eine große Reihe Einzeluntersuchungen lag dabei schon vor, und verweise ich in dieser Hinsicht auf das Litteraturverzeichnis in Citerne's ausführlicher Abhandlung (6). In dieser sind die anatomischen Merkmale bereits ziemlich vollständig klargelegt (Cap. 5, 6, 8—10), und stellte ich hierin nur wenige eigene Untersuchungen an. Der morphologische Teil (Cap. 2—4 und 7) war aber wohl einer Ergänzung bedürftig. Außer dem — und derartiges vermissen wir bei Citerne gänzlich — schien es mir der Mühe wert zu sein, auch einmal daneben an einer Pflanzenfamilie überall neben den fertigen morphologischen Formen durch Versuche und Beobachtungen einen Erklärungsweg anzubahnen, wie sich die Organe der betreffenden Pflanzen den Lebensbedingungen angepasst haben und in einzelnen Fällen selbst hervorzuheben, wie die fertigen Formen entstanden sein könnten. Ähnliche systematisch durchgeführte Untersuchungen, wie ich sie für eine ganze Familie versuchen will, sind mir nur von Hildebrand für die Gattungen Oxalis und Cyclamen bekannt, wenn wir die biologisch »interessanten« Familien hier nicht berücksichtigen wollen. Bei unserer »Biologie der Berberidaceen«, auf die wir so kommen, werden wir in vielen Punkten naturgemäß auf ältere Arbeiten nur zu verweisen haben, dann aber in anderen oft etwas ausführlicher vorgehen müssen, als die Behandlung der übrigen Capitel es erfordern würde. Es wird das da der Fall sein, wo wir Ansichten zu vertreten haben, die abweichend von den allgemein bestehenden sind, oder Thatsachen vor uns sehen, die bisher nicht genügend gewürdigt wurden. Vieles Wesentliche mag außerdem auch vergessen sein, aber jeder kennt ja die Schwierigkeiten, die sich bei einer Begrenzung des Wortes »Biologie« ergeben.

Wir werden, mehr oder minder ausführlich, bei den Pflanzen, die uns als »Typen« für die anderen dienen müssen und bei denen wir überhaupt nur eine eingehendere Biologie versuchen wollen, nach einander, eingefügt in die betreffenden morphologischen Abschnitte, zunächst kurz Fragen aus der Keimungsbiologie streifen und dann bei Besprechung der erwachsenen Pflanzen etwas eingehender etwa nachstehendes folgen lassen:

Function der Wurzeln, Austreiben von Wurzelbrut bei holzigen Gewächsen, Tiefenlage der unterirdischen Teile, Festigkeitsverhältnisse von Wurzel, Stamm und Blatt, Speicherung der Assimilationsproducte, biologische Bedeutung der Verzweigung bei holzigen Gewächsen, Function und Austreiben der Winterknospen, Austreiben von normal »schlafenden« Augen, Wachsen unter verschiedenen Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen und Anpassung des Stammes und der Blätter an den Standort, Schutz gegen

äußere Feinde (z. B. Dornbildung, Gifte) und gegen Verletzungen, Blattbewegungen, namentlich bei Sprengung der Knospendecken, Blattbenetzbarkeit, Spaltöffnungsverteilung bei den Blättern zur Beurteilung der Transpiration, Bedeutung der Stellung und Function des Inflorescenzstieles, Schutz der Sexualorgane, Bestäubungsbiologie, endlich etwaiges Erwähnenswerte aus der Fruchtbiologie.

Es ist also nur eine Auswahl unter den biologisch interessanten Fragen, — aber ich glaubte doch einmal den Versuch machen zu sollen, bei der Beschreibung einer ganzen Familie consequent biologische Gesichtspunkte der verschiedensten Art behandeln zu sollen und so zu sehen, welche Merkmale ererbt und für die Systematik wichtig und welche, als durch Anpassungen erzielt, für eine Familieneinteilung unwichtig sind.

Wenn wir wohl auch im allgemeinen das Wort »Systematik« nicht mehr so engbegrenzt auffassen, wie es früher geschah, und diese sich immer mehr zu einer »speciellen Botanik« auswächst, wie ich es einmal in einem Engler'schen Referate gelesen habe, so stehen beide Untersuchungsmethoden und Ziele — die systematischen wie die biologischen — sich meist noch zu entfernt. Denn auch bei biologischen Abhandlungen ist es üblich, das zusammenzustellen, was für die Lösung einer bestimmten biologischen Frage zusammengehört und hierzu Vertreter aus den verschiedensten Pflanzenfamilien heranzuziehen. Eine Ausnahme ist da gemacht, wo es sich um größere biologisch nahestehende Gruppen handelt. Ich brauche als Beispiele nur an die Schimper'schen und Karsten'schen Schriften und Göbel's »Pflanzenbiologische Schilderungen« zu erinnern.

Am ersten bewegen sich neben den oben erwähnten Hildebrand'schen Arbeiten nach der Richtung hin, die ich eben anzudeuten versucht habe und die wir einschlagen wollen, die Untersuchungen von Raunkiaer, dessen bis jetzt noch unvollendetes Werk (24) hoffentlich recht bald eine Übersetzung aus der für jeden Nicht-Skandinavier doch immerhin nur schwer verständlichen dänischen Sprache erfahren wird. Auch hier ist aber nach der ganzen Anlage eine eingehendere biologische Darstellung nicht möglich. Es würden dazu noch recht viele Specialuntersuchungen über die einzelnen Familien notwendig sein, bevor wir an eine Zusammenfassung denken könnten.

Eine dieser Untersuchungen soll in nachfolgendem für die Berberidaceen versucht werden.

Als Gattungen nehme ich, aus später zu erörternden Gründen, folgende zehn an: Berberis, Mahonia, Epimedium, Leontice, Ranzania, Achlys, Naudina, Jeffersonia, Podophyllum und Diphylleia. Daneben lasse ich Aceranthus, Vancouveria, Bongardia und Caulophyllum als Sectionen bestehen.

Meine Untersuchungen habe ich fast ausschließlich an lebenden Pflanzen

vornehmen können. Ein großer Teil war in dem Heidelberger botanischen Garten oder in den Schlossanlagen vorhanden, anderes konnte aus Handelsgärtnereien bezogen werden. Diphylleia cymosa verdanke ich der Direction des botanischen Gartens zu Jena, Herr Barbey-Boissier aus Chambésy bei Genf hatte endlich die große Liebenswürdigkeit die von mir in einer großen Anzahl von botanischen Gärten vergeblich gesuchte Achlys triphylla zu senden. Die einzige Gattung, von der ich leider kein lebendes Exemplar bekommen konnte, war Ranzania.

Auch von den neun anderen Gattungen war es nicht immer möglich, so viel lebendes Material zu erlangen, um erschöpfende morphologisch-biologische Studien zu machen, ganz abgesehen von der relativ kurzen Zeit von 1½ Jahren, in der ich mich mit den Berberidaceen beschäftigt habe. Aber einmal finde ich, worauf ich oben schon hinwies, einige der Gattungen als »Typen« so charakteristisch, dass wir wesentlich diese zu schildern haben — von ihnen stand mir immerhin genügendes Material zur Verfügung — und die anderen an diese anknüpfen können, dann aber entdeckte ich im Laufe meiner Arbeiten z. T. in selten citierten Schriften eine große Fülle von Beobachtungen angeführt, welche die Lücken weiter schließen helfen. Für das Studium des morphologischen Aufbaues der Berberidaceen konnte auch Herbarmaterial herangezogen werden.

Schließlich bleibt mir noch die angenehme Aufgabe, zahlreichen Herren für die verschiedenfältige Unterstützung, die sie mir bei meiner Arbeit angedeihen ließen, meinen ergebensten Dank auszudrücken, so außer Herrn Professor Stahl und Herrn Barbey, die ich bereits oben erwähnte, vor allem Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfitzer, meinem verehrten Lehrer, für seine liebenswürdigen Unterweisungen beim Einarbeiten auf dem für mich neuen morphologischen Gebiete, sowie auch für manche spätere Anregung; den Directoren der kgl. botanischen Museen zu Berlin und München: Herrn Geh. Regierungsrat Engler und Herrn Professor Radlkofer für die gütige Erlaubnis in ihren Instituten arbeiten zu dürfen (letzterem auch noch für gütige Übersendung von Herbarmaterial); Se. Excellenz Herrn Professor Fischer von Waldheim für die große Liebenswürdigkeit, mit der er mir die nur im Petersburger Herbar befindliche Ranzania japonica übersandte; meinem verehrten Collegen Herrn Privatdocenten Dr. Weber, Assistenten am Heidelberger physikalischen Institute, für Hilfe bei einigen physikalischen Erwägungen; Herrn Landschaftsgärtner A. Usteri in Zürich für gütige Bestimmung einiger zweifelhafter Berberis-Arten; endlich Herrn Garteninspector Massias-Heidelberg für die so große Mühe, die er sich bei Herbeischaffung der für mich notwendigen Pflanzen gegeben hat. —

Die Arbeit wurde von October 1900—April 1902 im botanischen Institut zu Heidelberg ausgeführt.

Angabe der benutzten Litteratur.

I. Allgemeines.

1. Baillon, Remarques sur l'organisation des Berbéridées. Adansonia II. Paris 1862.
2. —— Mémoire sur la famille des Rénonculacées. Adansonia IV. Paris 1864.
3. —— Etudes sur l'anatomie, la physiologie et le développement des tiges et des racines. Adansonia IX. Paris 1870.
4. —— Histoire des plantes. III. Paris 1872.
5. Al. Braun, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Leipzig 1851.
6. Citerne, Berbéridées et Erythrospermées. Thèse. Paris 1892.
7. Curtis, Botanical Magazine comprising the plants of the royal gardens of Kew. London.
8. Engler, Nachtrag zu den Berberidaceen in »Natürl. Pflanzenfam.«. Leipzig 1897.
9. Fedde, Versuch einer Monographie der Gattung Mahonia. Engler's Bot. Jahrb. Bd. 31, 1901.
10. Franchet, Sur les espèces du genre Epimedium. Bull. de la Soc. Bot. de France. Bd. 33, 1886.
11. Göbel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeit. 1880.
12. —— Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie, Leipzig 1882.
13. —— Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch der Botanik 1888.
14. —— Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1902.
15. Haberlandt, Entwickelung des mechanischen Gewebesystems in der Pflanze. Leipzig 1879.
16. —— Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1889.
17. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
18. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, II. Aufl. Leipzig 1896.
19. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen des bot. Instit. zu Tübingen. I. 1884.
20. Le Maout et Decaisne, Traité général de Botanique. Paris 1868.
21. Penzig, Pflanzen-Teratologie, Bd. I. Genua 1890.
22. Prantl, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engler's Bot. Jahrb. IX. 1887.
23. Prantl, Ranunculaceae, Berberidaceae, Menispermaceae, Lardizabalaceae, Papaveraceae in »Natürl. Pflanzenfam.« Bd. III. 2. 1891.
24. Raunkiaer, De danske Blomsterplanters naturhistorie Pt. I. Kjöbenhavn 1895/99.
25. Schenk-Schimper, Handbuch der Paläophytologie. München-Leipzig 1890.
26. A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
27. Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig 1874.

II. Morphologie.

28. Al. Braun, Vortrag über Gipfelblüten und Gipfelinflorescenzen. Verh. des botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. XII. 1874.
29. Calloni, Contribuzione allo studio del genere Achlys nelle, Berberidacee. Malpighia II. 1888.
30. Čelakovsky, Gedanken über eine zeitgemäße Reform der Theorie der Blütenstände. Engler's Bot. Jahrb. XVI. 1893.

31. Eichler, Blütendiagramme. Leipzig 1875/76.

32. Förste, the botanical Gazette. No. 7. XIII. 1883, ref. Bot. Jahresber. 1883, I. p. 454.

33. —— The May-Apple. Bull. Torrey Club 1884, ref. Bot. Jahresber. 1884, I. p. 562.

34. —— Abnormal phyllotactic conditions as shown by the leaves or flowers of certain plants. Bot. Gazette Bd. 16, 1891.

35. Glück, Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 7, 1901.

36. Halstedt, Pistillodia of Podophyllum stamen. Bull. Torrey Club vol. 21. Lancaster 1884, ref. Bot. Jahresber. 1899, II. p. 229.

37. Henslow, On the origin of ternary and quinary symmetry of flowers with indefinite and spirally arranged members. Transact. of Linn. Society 1876 2. sér. T. 4.

38. St. Hilaire, La morphologe végétale. Paris 1841.

39. Holm, Podophyllum peltatum, a morphological study. Bot. Gazette vol. 27, 1899.

40. Mrs. Kellermann, Leaf-variation — its extent and significance. Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist. V. 16. Cincinnati 1893, ref. Bot. Jahresber. 1893, II. p. 267.

41. Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892.

42. P. Magnus, Vortrag über eine Fasciation von Berberis vulgaris. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XIV. 1876.

43. Mann, Was bedeutet Metamorphose in der Botanik? Dissertation, München 1894.

44. Marchand, Note sur des fleurs monstreuses d'Epimedium. Adansonia IV. Paris 1869.

45. Mikosch, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse. Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse Abt. I, 74. 1876.

46. Payer, Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

47. Prantl, Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. I. 1883.

48. Radlkofer, Über die Gliederung der Familie der Sapindaceen. Sitzungsber. d. mathem.-physikal. Klasse d. k. bayr. Akad. d. Wissensch. zu München 1890. Heft 1 u. 2.

49. Schäffer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abh. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, herausgeg. vom Natur. Ver. Hamburg Bd. XIII. Hamburg 1895.

50. Schumann, Die Morphologie einiger Droguen. I. Hydrastis canadensis. II. Podophyllum peltatum L. Archiv der Pharmacie 1897.

51. Trécul, Mémoire sur la formation des feuilles. Annales des sc. nat. III. sér. Bot. T. XX. Paris 1853.

52. Trimble, Teratological and other Notes. Bull. Torrey Club vol. 9, 1882, ref. Bot. Jahresber. 1883, I. p. 443.

53. Wadmons, Leaf retardation in Podophyllum peltatum. A. G. Bulletin VI. 66, ref. Bot. Jahresber. 1898, II. 502.

54. Wydler, Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. Flora 1851.

55. —— Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora 1859.

56. ? Dimorphism in plants. Gardener Chronicl. XXV. p. 815.

III. Biologie.

57. Anheisser, Über die aruncoide Blattspreite. Flora Bd. 87, 1900. Dissertation Jena.
58. Areschoug, Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. Acta Lundiana T. XII. 1875/76.
59. —— Betrachtungen über die Organisation und biologischen Verhältnisse der nordischen Bäume. Engler's Bot. Jahrb. IX. 1887.
60. —— Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Lundiana T. XXI. 1895.
61. Bernhardi, Über die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryo und ihren Wert für Systematik. Linnaea 1832.
62. Blohm, Untersuchungen über die Dicke des assimilierenden Gewebes bei den Pflanzen. Dissertation Kiel 1895.
63. Calloni, Dichogamie et fécondation croisée dans l'Achlys triphylla. Archive des Sciences physiques et naturelles pt. XVI. Genève 1886.
64. Clos, Quelques cas de stérilité de plantes. Ass. Franç. p. l'av.' d. sc. 18 sess. Paris 1889, ref. Bot. Jahresber. 1890, I. p. 336.
65. Fr. Darwin, On the relation between the »Bloom« on leaves and the distribution of the stomata. Journal of the Linn. Society vol. XXII. 1887.
66. Dickson, On the germination of Podophyllum Emodi. Transactions and proceedings of the Bot. Society of Edinburgh XVI. 1882.
67. Halstedt, Observations upon barberry flowers. Bot. Gazette XIV. 1889.
68. Heckel, Différenciation des mouvements provoqués et spontanés. Etude sur l'action de quelques agents réputés anestésiques sur l'irritabilité fonctionnelle des étamines de Mahonia. Comptes rendus Acad. Paris. Bd. 78. Paris 1874.
69. —— Mouvement provoqué dans les étamines de Mahonia et de Berberis, conditions anatomiques de ce mouvement. Comptes rendus Acad. Paris, Bd. 78. Paris 1874.
70. Hildebrand, Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. Bot. Zeitung Bd. 50, 1892.
71. —— Einige biologische Beobachtungen. 1. Zur Kenntnis von Jeffersonia diphylla. Ber. d. d. bot. Ges. XIX. 1901.
72. Hinze, Über die Blattentfaltung bei dicotylen Holzgewächsen. Beih. z. bot. Centralblatt, Bd. X. 1901.
73. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, Bd. II. 1. Leipzig 1896.
74. Kny, Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans. Atti del congresso botanico internaz. di Genova 1992. Genova 1893.
75. Lidforss, Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Pringsheims Jahrbücher Bd. 33, 1899.
76. Lothelier, Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. Thèse. Paris 1893.
77. Löw, Blütenbiologische Beiträge. Pringsheims Jahrbücher Bd. 22, 1891.
78. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.
79. Magnin, Sur les virescences. Ann. de la Soc. Bot. de Lyon 1875/76, ref. Bot. Jahresber. 1876, p. 623.
80. H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.
81. Nilsson, Dicotyla Jordstammar. Acta Lundiana XXI. 1885.
82. Nordhausen, Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Pringsheims Jahrb. Bd. 37, 1902.
83. Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher Bd. 33, 1899.
84. Pfeffer, Untersuchungen über die Reizbarkeit der Pflanzen, in Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.

85. Rimbach, Die contractilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Fünfstück's Beiträge zur wissensch. Botanik. Bd. II. Stuttgart 1896.
86. —— Das Tiefenwachstum der Rhizome. Fünfstück's Beiträge zur wissensch. Botanik, Bd. III. Stuttgart 1897.
87. —— Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. d. bot. Ges. XVII, 1899.
88. Schmid, Über die Lage des Phanerogamen-Embryos. Bot. Centralbl. Bd. 58, 1894.
89. Stahl, Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. XVI. N. F. Bd. IX. 1882.
90. —— Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, vol. 13. Leiden 1896.
91. Wiesner, Die undulierende Nutation der Internodien. Ein Beitrag zur Lehre vom Längenwachstum der Pflanzenstengel. Sitzungsber. d. Kais. Akademie der Wissensch. Wien, Bd. 77, I. 1878.
92. Wydler, Fragmente zur Kenntnis der Verstäubungsfolge der Antheren. Flora 1851, I.

IV. Anatomie.

93. Andrews, Development of the embryo-sac of Jeffersonia diphylla. Bot. Gazette 1895.
94. Baillon, Sur le retour à l'état complet des étamines dans les fleurs anormales de Berberis. Bull. mens. de la Soc. Linn. de Paris 1879, p. 222, ref. Bot. Jahresb. 1879, II. p. 61.
95. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1872.
96. Bastin, Structure of Podophyllum. Americ. Journ. of Pharmacie 1894, Bd. 66.
97. Calloni, Nettari ed arilla nella Jeffersonia. Malpighia I. 1887.
98. Chauveaud, Mécanisme des mouvements provoquées de Berberis. Comptes rendus Acad. Paris p. 119, 1894.
99. Köhne, Über das Vorkommen von Papillen und oberseitigen Spaltöffnungen auf Blättern von Laubholzgewächsen. Mitteil. d. Deutsch. dendrol. Gesellsch. 1899.
100. M. Körnicke, Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde. Bonn 1901.
101. Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. Annales des scienc. nat. VII. sér. Botanique 1885.
102. Lothelier, Recherches anatomiques chez les épines et les aiguillons des plantes. Thèse. Paris 1893.
103. Mittmann, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Pflanzenstacheln. Verh. d. bot. Vereins. der Prov. Brandenburg, Bd. 30, 1888.
104. Nanke, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Bau von Blüten- und vegetativen Achsen dikotyler Holzpflanzen. Dissertation. Königsberg 1886.
105. Schmitz, Entwickelung der Sprossspitze der Phanerogamen. Habilitationsschrift. Halle 1874.
106. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
107. Vesque, De l'anatomie des tissus appliqués à la classification des plantes. Nouvelles Archives du Muséum sér. 2, IV. Paris 1881.

V. Systematik.

108. Bentham-Hooker, Genera plantarum, Bd. I. 1862.
109. Calloni, Nuova specie di Vancouveria (V. planipetala). Malpighia I. 1887.
110. De Candolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetalis. Pars I. 1824.
111. Endlicher, Genera Plantarum 1837.
112. Engler, Principien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen in »Nachträge zum II.–IV. Teil der Nat. Pflanzenfamilien« 1897.

113. A. Gray, Manual of the Botany of the Northern United States 1862.
114. Hance, Podophyllum a Formosan Genus. Journal of Botany XXI. 1883.
115. —— A second new chinese Podophyllum. Journal of Botany XXI. 1883.
116. Hooker, The flora of british India Vol. I. London 1873.
117. Ito, Berberidearum Japoniae Conspectus. Journ. Linn. Soc. London Bot. vol. 22. 1887.
118. —— Ranzania, a new genus of Berberidaceae. Journal of Botany XXVI. 1888.
119. Lechler, Berberides Americae australis. Stuttgart 1857.
120. Lesquereux, The genus Winchellia. Americ. Geologist XII. 1893, ref. Bot. Jahresb. 1894, II. 351.
121. Usteri, Das Geschlecht der Berberitzen. Mitteil. der D. dendrol. Ges. 1899.

VI. Geographische Verbreitung.

122. Abromeit, Flora von Ost- und Westpreußen. I. Königsberg 1898.
123. Fedde, Über pflanzengeographische Verbreitung der Gattung Mahonia 1899. Vortrag im 77. Jahresber. der schles. Ges. für vaterl. Cultur 1900.
124. A. Gray, Early introduction and spread of the Barberry in Eastern New-England. Sillim. Americ. Journ. of Science and Arts. III. sér. vol. 15, 1878, ref. Botan. Jahresber. 1878, II. p. 1038.
125. Krasnow, Vorläufiger Bericht über die Expedition in den Altai. Arbeiten der St. Petersburger Ges. der Naturforscher XIV. 1883, ref. Bot. Jahresber. 1885, II. p. 173.
126. Lindsay und Brandis, The forest flora of North-West and Central India. London 1879, ref. Bot. Jahresber. 1875, p. 739.
127. Swezey, Additions to the Flora of Nebraska brasca. Bull. Torrey Club. Bd. XIX. 1892, ref. Bot. Jahresber. 1892, II. p. 87.
128. Wittich, Pflanzenareal-Studien. Die geographische Verbreitung unserer bekanntesten Sträucher. Dissertation. Gießen 1889.

Einige weitere erst während der definitiven Manuscriptschreibung benutzte Litteraturangaben sind im Text ohne besondere Nr. angegeben.

II. Morphologisch-biologischer Teil.

1. Berberis.

a. Berberis vulgaris L.

Diese Species, die von allen Berberis-Arten morphologisch und biologisch wohl schon am genauesten untersucht worden ist, soll uns für die Mehrzahl der übrigen als »Typus« dienen.

Aus den Samen entwickeln sich in der Regel erst nach einjährigem Liegen im Boden, aber dann gewöhnlich ziemlich rasch, die Keimpflanzen. Sie zeigen eine kräftige Haupt- mit wenig Nebenwurzeln und einen unverzweigten Stamm. Im März 1901 aufgegangene Pflänzchen hatten bereits am 8. Mai eine Wurzellänge von 14,7, 11,3, 15,3, 11,5, 11,3 cm, während die zugehörigen Hypocotyle erst 1,5, 1,0, 1,5, 0,9, 1,5 cm lang waren. Die Nebenwurzeln wurden nicht unter 6 cm Entfernung von der Wurzel-

spitze angelegt, auch bleibt der oberste Teil der Wurzel, ca. 4—5 cm stets unverzweigt.

Die beiden Cotyledonen sind rundlich, ziemlich dickfleischig. Die ersten Internodien des Stammes sind sehr kurz und haben Laubblätter, die von den späteren erheblich abweichen und lange, gegen die Lamina deutlich abgesetzte Blattstiele besitzen. Auch die Blattzähne sind besser entwickelt als bei den späteren Blättern. Dann treten allmählich »normale« Blätter und durch Übergangsformen endlich die Dornen auf. Damit beginnt dann auch die Bildung von Kurztrieben[1]).

Schon im ersten Jahre erfolgt Anlage der Achsen zweiter Ordnung, nämlich die Bildung von Kurztrieben, doch sah ich noch niemals neue Langtriebe auswachsen. Im zweiten Jahre verästelt sich der Stamm, der im ersten bis 20 cm hoch werden kann, schon viel reicher. Es treten drei Möglichkeiten auf: Einmal kann nur die Hauptachse weiter in die Länge wachsen, zweitens daneben aus der Achsel eines Dornes ein Langtrieb zweiter Ordnung hervorgehen. Der Anfang des neuen Jahrestriebes an der Hauptachse lässt sich alle Male daran erkennen, dass einige Niederblätter von der Winterendknospe her erhalten bleiben. Drittens, und zwar meist da, wo die Pflanzen etwas schwächlich waren, treibt die Hauptachse nicht weiter und lässt dafür nur einen starken seitlichen Langtrieb in oben angegebener Weise entstehen.

Im dritten Jahre bildet die Berberitze bereits sehr buschige Stämmchen. Wir sahen, dass an der Basis der Hauptachse, und dies gilt ebenso für alle Seitenzweige, stets einige ganz kurze Internodien vorhanden sind. Diese tragen in der Achsel ihrer Blätter, resp. Dornen Achselknospen, die erst jetzt gewöhnlich austreiben. Die alleruntersten solcher Verzweigungen sind meist recht schwach, oft bleibt auch die Knospe »schlafend«, im übrigen ist die Stärke der Zweige nicht abhängig von der Höhe ihrer Insertion, da sich zwischen ziemlich starken Seitensprossen auch schwache vorfinden.

So wird in wenigen Jahren ein stattlicher Busch aus unserer Berberitze und wir hätten nun möglichst eingehend eine Beschreibung der erwachsenen Pflanze zu geben.

Die senkrecht abwärts wachsende Hauptwurzel, die bei allen Exemplaren eine stattliche Dicke erreichen kann, zeigt nur spärliche Seitenwurzeln, dabei bleibt der oberste Teil in einer Länge von ca. 5 cm vollständig unverzweigt.

---

1) Die Reihenfolge der Blattformen ist nach Lubbock (41, p. 113 »No. 1. ovate, cordate, obtuse; No. 2. reniform; No. 3. Broadly cordate, obtuse; No. 4—6. Cordate, obtuse; No. 7. small, rotund-cordate«). Ich glaube, L. geht entschieden zu weit, wenn er behauptet, dass diese wohl zuweilen in solcher Reihenfolge aufeinander erscheinenden Blätter jedes Mal genau so auftreten müssen. Ich sah wenigstens oft Abweichungen.

Die Nebenwurzeln erster und zweiter Ordnung, deren mächtigste fast horizontal wachsen, sind ebenso wie die Hauptwurzel von großer Dicke. Sie haben eine stattliche Länge, die in einem Walde auf reinem Sande z. B. bis zu 3 m und mehr betrug. Während diese stärksten Nebenwurzeln für gewöhnlich erst in einiger Bodentiefe von der Hauptwurzel sich abzweigen, wechselt dies mit der Bodenbeschaffenheit. Auf Sandboden in dem eben erwähnten Walde gingen sie auffallend flach, dicht unter der dünnen Moosdecke, die den Boden überzog.

Die Verästelung der Wurzeln ist sehr reich, bis zu Würzelchen sechster Ordnung und höher. Nur die Faserwurzeln der beiden höchsten Ordnungen sind im allgemeinen nicht mit Kork bedeckt und so auch allein im stande, durch die, übrigens sehr kurzen, Wurzelhaare Nahrung aufzunehmen. Diese feinsten Würzelchen sind stets diarch gebaut im Gegensatz zu der Tetrarchie der nicht zur Nahrungsaufnahme dienenden Wurzeln und zeigen eine sehr schwache Querringelung. Das Rindenparenchym ist mit Stärke stark vollgestopft. Von nahrungsleitendem und mechanischem Werte sind die Haupt- und dicksten Nebenwurzeln. Wenn wir mit ein paar Worten noch auf ihren mechanischen Bau eingehen, wäre hervorzuheben, dass das Wurzelholz (das übrigens wie das Stammholz durch Berberin schön gelb gefärbt ist) sich an Festigkeit nicht sehr vom Stammholze zu unterscheiden scheint. Zwar sind, worauf de Bary (95, p. 531) schon hinweist, die Tracheiden und Faserzellen bis $^1/_3$ weiter als im Stamme und zeigen eine entsprechende Abnahme ihrer durchschnittlichen Wanddicke, dagegen pflegen die Gefäße meist nicht viel größer zu sein als im Stamm, haben oft auch dieselbe Weite. Und da weiterhin bei Betrachtung des Gesamtquerschnittes das Mark fehlt, ist z. B. eine dreijährige Wurzel mit einer Breite von 13 mm solider als ein Stamm vom gleichen Jahre, den ich bei unserem Beispiel 7 mm breit fand, von denen 2 mm auf den Durchmesser des Markes fielen.

Außer den Wurzeln giebt Citerne noch an »rameaux souterrains enracinés, couverts de bractées, qui se redressent et s'épanouissent en rameaux feuillés après un trajet plus ou moins long dans le sol«. Es bleibt noch zu entscheiden, welcher Entstehung diese Äste sind, ob sie vom Stamm entspringen oder aus den Wurzeln adventiv hervorbrechen. Folgender Versuch klärte mir die Sache auf:

Von einem dreijährigen Stämmchen schnitt ich Mitte Januar 1902 die ganzen oberirdischen Teile und selbst die von Nebenwurzeln freie obere Partie der Wurzel ab. Schon in den ersten Tagen des März war (bei Warmhausculturen) an der oberen Wundfläche eine große Laubknospe angelegt, die bereits anfing, ihre Blätter auszutreiben, und außerdem noch eine weitere unentwickelte Knospe. Als ich die Wurzel aus der Erde herausnahm, entdeckte ich an vier Stellen an den Wurzeln ansitzende Laubknospen, zum Teil in ziemlicher Tiefe im Boden. Die oberste lag

$5\frac{1}{2}$ cm, die anderen 6,8 und 10 cm von der Erdoberfläche entfernt, während die Wurzeln selbst bis zu einer Tiefe von 16 cm reichten. An drei von diesen vier Orten waren mehr als eine Knospe, gerade wie an der oberen Wundfläche ausgebildet, zum Teil auch schon ein wenig ausgewachsen. Diese Adventivbildungen kommen aus der Cambialregion der Wurzel heraus, wie dies ganz normal ist.

Da diese »Wurzelbrut«, wie wir sehen, oft in ziemlicher Tiefe angelegt wird, haben die einzelnen Sprosse zuweilen eine größere Entfernung zurückzulegen, bis sie über die Erde treten. Dies geschieht aber immer erst, nachdem sie einige Zeit horizontal im Boden gekrochen sind. Es ist das wohl für die Ausnutzung des Terrains von seiten der Pflanze von Vorteil.

Die Internodien dieser horizontal verlaufenden Triebe, die »rameaux souterrains« Citerne's sind verschieden lang, oft nur 2, im Durchschnitt 5, bisweilen selbst 10 mm; nach der Spitze zu werden sie meist etwas kürzer. Die einzelnen, in $\frac{2}{5}$ Spirale stehenden Niederblätter zeigen oft schöne Übergangsbildungen zu Laubblättern, wie sie namentlich von Göbel in seiner Abhandlung vom Jahre 1880 (11) für eine Reihe von Pflanzen geschildert sind. In der Mitte des Tegments sitzt eine deutlich ausgebildete Spreite, vielfach ist sie 5—7-zählig. Daraus geht evident hervor, dass wir diese Niederblätter morphologisch als gleichwertig dem Vaginalteil eines Blattes aufzufassen haben. Auch die Nervatur ist gut entwickelt, in jedem Abschnitt der Lamina geht hier ein besonderer Blattnerv. Stipeln treten zu beiden Seiten der Blattorgane nicht besonders deutlich auf. Wir werden bei Besprechung der oberirdischen Knospen Gelegenheit finden, auf sie genauer einzugehen.

Berberis vulgaris stellt einen bis 2 m und darüber hohen Strauch dar. — Der oberirdische Stamm ist bei seinem Hervortreten aus dem Boden stets viel breiter als die darunter befindliche Wurzel, so in einem besonders extremen Falle 46 : 15 cm. Es hängt dies vielleicht mit dem Hervorsprossen der zahlreichen Triebe aus den Achseln der untersten Blätter zusammen. Dieses wäre unmöglich gemacht, wenn nicht genügender Raum zur Verfügung gestellt ist.

Bei näherer Betrachtung der oberirdischen Teile bemerken wir zunächst die Langtriebe. Gleich hier mag eine Arbeit von Schmitz (105) erwähnt werden, die den Vegetationspunkt derselben, die erste Anlage der Blätter, des Procambiums, des Sklerenchymringes etc. behandelt. Die genauere Besprechung gehört nicht in den Rahmen unserer Arbeit.

Das Wachstum der Langtriebe erfolgt oft so, dass die einzelnen Internodien in Zickzackstellung stehen; Wiesner (91) führt dies bekanntlich auf »unterbrochene Nutation« zurück. In anderen Fällen dagegen finden wir die Zweige ganz gerade, besonders bei den starken Schösslingen, die aus »schlafenden« Knospen mitunter in großer Menge austreiben. Dieses Auswachsen geht hier besonders schnell vor sich — vielleicht

besteht ein gewisser Einfluss zwischen Schnelligkeit und Richtung — so maß ich einen einjährigen Trieb von 2,27 m Länge mit 83 Dornen und einen anderen von 2,09 m, der sogar 94 Dornen aufwies. Bei solchen Trieben ist die Ausbildung der meisten Dornen recht schwach, so waren bei dem ersten der gemessenen Sprosse 62, bei dem zweiten 63 nur einteilig.

Bei dem Bau der Langtriebe interessieren uns nach der Aufgabe, die wir uns gestellt, in erster Linie die mechanischen Momente. Um die in einem Kreise angelegten Gefäßbündel bildet sich recht früh ein Sklerenchymring aus, und sind schon so die jungen Zweige durch sein Vorhandensein sowie durch das rasch wachsende secundäre Xylem biegungsfest gebaut. Die mechanischen Elemente stehen ungefähr in einem Hohlcylinder, und geht ja auch SCHWENDENER (27) gerade auf die Berberitze bei seinen Untersuchungen näher ein. Bereits im Sommer des ersten Jahres beginnt innerhalb des Sklerenchymringes starke Korkbildung aufzutreten, die dann in nicht zu langer Zeit die außerhalb gelegenen Partien abstößt. Im Gefäßbündelteil bleiben somit allein mechanischen Zwecken dienende Zellen übrig. Das Mark tritt bei den älteren Stämmen gegenüber dem mechanischen Teil sehr zurück. Die Bruchfestigkeit wird hier bei gleichem Querschnitt sehr viel größer werden. Auch ist das gebildete Holz viel fester[1]).

Die Markstrahlen weisen uns zu jeder Jahreszeit zahlreiche Stärkekörnchen auf, mit Jod erfolgt sofort schwarze Färbung, während Alkannatinctur, die A. FISCHER in seiner bekannten Abhandlung (Pringsh. Jahr-

---

1) Um einen Begriff von der Bruchfestigkeit der Zweige zu erhalten, befestigte ich an dem darauf hin zu untersuchenden, an den Endpunkten unterstützten Stücke von der Länge l genau in der Mitte ein Gewicht. Ich sah nun, bei welcher Belastung P der Zweig brach. Nenne ich die beiden Radien des oben erwähnten Hohlcylinders r u. ϱ, muss die Bruchfestigkeit $f = \frac{l. P. r}{\pi(r^4 - \varrho^4)} \frac{g}{\overline{m}^2}$ sein. Ein recht rasch gewachsener Schössling mit ziemlich »weichem« Holz ergab auf diese Weise $f = 2{,}013 \frac{kg}{\overline{m}^2}$ ($l = 80\ \overline{m}$, $P = 2000\ g$, $r = 3$, $\varrho = 1{,}5\ \overline{m}$). Altes Berberitzenholz wies dagegen die Bruchfestigkeit von $5{,}629 \frac{kg}{\overline{m}^2}$ auf ($l = 670\ \overline{m}$, $P = 51500\ g$, $r = 12{,}5$, $\varrho = 2\ \overline{m}$). Auf dieselbe Weise gemessen ergiebt nach gütiger Mitteilung von Dr. WEBER (A. WINKELMANN, Handbuch der Physik Bd. I. p. 312) das Holz der Eiche 7,1, Buche 6,6, Kiefer 5,5, Fichte $5{,}1 \frac{kg}{\overline{m}^2}$. Dabei sind überall die Messungen ohne besondere Berücksichtigung der Zelllumina erfolgt. In einer Arbeit von SCHELLENBERG (Pringsh. Jahrb. Bd. 29, 1896) sind genauere Angaben über Tragfähigkeit der verholzten Zellwände allein zu finden. Doch kann auf die ganze Frage hier nicht näher eingegangen werden. — Jüngeres Berberitzenholz des Hauptstammes zeigte mir mehrmals eine größere Festigkeit als $5{,}6 \frac{kg}{\overline{m}^2}$; auch Holzstreifen, die in gleicher Größe aus altem und jungem »festen« Holz geschnitten waren (1 $\overline{m}$ dick), ergaben, dass letztere ein etwas höheres Gewicht zu tragen vermochten, erstere somit eine mit gewissem Alter zunehmende »Brüchigkeit« aufzuweisen haben.

bücher 1891) empfiehlt, um etwaiges Fett nachzuweisen, gänzlich wirkungslos bleibt.

Die Jahresringe sind im Holz recht scharf abgegrenzt; dies ist ja für die nordischen Pflanzen charakteristisch. Näheres über die Holzstructur etc. mag in den betreffenden anatomischen Arbeiten nachgesehen werden. —

Die Langtriebe tragen nur am Grunde Blätter, im übrigen Dornen anstatt der Blätter. Bisweilen allerdings scheinen dauernd letztere zu bleiben; so berichtet wenigstens Magnin (79), dass die Berberis cretica Soyer-Willemet nur eine Form von B. vulgaris sei, deren Dornen blattartig geworden sind. — Die Dornen sind nach der Basis zu 5-, in der Mitte 3-teilig und an der Spitze der Triebe oft einfach; die 3-teiligen überwiegen jedoch die anderen stets beträchtlich[1]). Ihre Ausbildung (s. Baillon 1, Citerne u. a.) geht von oben nach unten vor sich; wir sehen nämlich zuerst einen Höcker, an dessen Basis 2 kleinere seitlich auftreten und schließlich basipetal von diesen 2 weitere, die meist rudimentär bleiben und die die Stipulae bilden. Während des Wachstums sind die Dornen grün und weich; erst nach vollständiger Ausbildung tritt starke Zellwandverdickung, Absterben und große Härte ein, dabei ist die Farbe von Grün in Braun übergegangen.

Wie man leicht sehen kann, dienen die Dornen der Pflanzen zum Schutze gegen das Abgefressenwerden seitens des Viehs. Nach Erréra (cit. b. Ludwig 78, S. 210 und 212) werden alte Berberis-Pflanzen durchaus gemieden, während junge, an denen die Dornen noch relativ weich sind, begehrt werden.

Die Gestalt des Dorns entspricht der Nervatur der Laubblätter von Berberis[2]). Das Parenchym in ihnen hat sich immer weniger ausgebildet, bis schließlich alles bis auf die Gefäßbündelstränge reduciert ist. Die Reduction geht am Stamme von unten nach oben ganz allmählich vor sich. Wir vermögen sehr leicht, wie ja schon seit langem bekannt ist, den Übergang von Blättern in Dornen zu verfolgen. Dass man schon zu einer verhältnismäßig frühen Zelt, als morphologische Überlegungen dieser Art noch ferne lagen, auf diese »Übergänge« aufmerksam wurde, mag uns eine Stelle aus Aug. St. Hilaire (38) beweisen. Er erwähnt diese Blattformen genauer, fährt dann aber, von den Dornen sprechend, fort p. 175: »Peut-être serait-il ridicule de les appeler des feuilles, mais elles occupent la place que celles-ci occupent ordinairement«. Der Gedanke einer realen Metamorphose galt ihm also noch als zu phantastisch.

In neuerer Zeit haben Göbel, Citerne, Mann (43) und Schäffer (49) diesen Übergangsbildungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Letzterer er-

---

1) Dass auch hier Ausnahmen vorkommen, lehren uns die Angaben auf p. 609.

2) Eine genaue anatomische Beschreibung der Dornen mit Betonung ihres »zweckmäßigen« Baues s. bei Mittmann (103, p. 55) und Lothelier (102).

wähnt namentlich, dass die ersten Blätter der Langtriebe mehr den Normalblättern der Kurztriebe ähneln als den »Primärblättern« nach der Keimung im Gegensatz zu anderen Arten, wie z. B. B. sinensis Desf., bei denen das Umgekehrte der Fall ist.

Lothelier (76) behauptete nun, dass unter bestimmten Umständen eine Unterdrückung der Dornen auch in größerer Höhe der Triebe zu Gunsten von Laub- oder Übergangsblättern stattfindet. Er giebt an, dass sowohl in sehr feuchter Luft als auch bei nur diffusem Sonnenlicht Blätter an Stelle von Dornen angelegt werden.

Göbel (14) stellt in seiner »Organographie« in Frage, ob die Versuche Lothelier's wirklich derart exact angesetzt waren, dass ohne jeden Zweifel das angegebene Resultat hervorgeht. Es schien mir nun erwünscht zu sein, diese Versuche möglichst zuverlässig nochmals auszuführen. Ich benutzte zu diesem Zwecke 25 ein- und 25 zweijährige Stämmchen. Ich stellte je 5 von jeder Sorte

1. ganz ins Dunkle; und zwar in einen engverschlossenen Schrank mit Ausnahme weniger Nachtstunden täglich, in denen sie wegen des Luftwechsels herausgenommen werden mussten. Die Temperatur betrug 18—25° C.;
2. in ein Warmhaus mit durchschnittlicher Temperatur von 20° C. — 5 davon wurden frei in das schon sehr wasserdampfgesättigte Warmhaus gesetzt, bei 5 anderen durch Überdecken mit einer Glasglocke, nachdem noch vorher ein Glas Wasser darunter gestellt war, die Luftfeuchtigkeit so weit als möglich gesteigert;
3. an einen Ort, an dem Licht nur von Norden, also nur diffuses einfallen konnte;
4. an eine gleiche Stelle wie vorige mit Überdecken einer Glasglocke und Darunterstellen eines Glases Wasser;
5. unter denselben Bedingungen wie 3 und 4 ganz ins Freie mit vollständigem Lichtgenuss.

Jedes Mal wurden von den fünf Stämmchen vier nur bis auf die Hälfte, nicht wie bei Lothelier ganz heruntergeschnitten, einer dagegen fast bis zum Erdboden hin. Es schien mir nämlich möglich, dass Lothelier nicht allein durch Feuchtigkeit der Luft und mangelnde Beleuchtung seine Resultate bekommen, sondern durch sein besonders starkes Herunterschneiden. Schäffer (49) betont, dass außerordentlich stark zurückgeschnittene Exemplare von Colletia Rückschlagserscheinungen in die Stammurform gezeigt hätten. Ebenso giebt Mittmann (103) an, dass stark zugestutzte Stämmchen eben unserer Berberis anstatt der Dornen typische Blätter und Übergangsformen zu diesen hervorbringen.

Nach 6 Wochen, also in derselben Zeit, nach der Lothelier seine Versuchspflanzen einer genauen Prüfung unterzogen hatte, that auch ich dies

an meinen 50 Exemplaren. Die Versuche waren am 25. April 1901 angesetzt; am 5. Juni ergaben sch folgende Resultate:

1. Die ganz im Dunkeln gewachsenen Sprosse.

a) Die einjährigen waren alle 5 ausgetrieben, doch hatte ein Exemplar nur einen Trieb von 8 mm Länge gemacht. Alles war natürlich völlig étioliert.

Der am besten entwickelte Spross zeigte 2 Triebe von 18 und 9 cm Länge. Auf 3 in ungefähr gleicher Höhe stehende Schuppenblätter mit z. T. verkümmerten schwarzen Spitzen folgten in beiden Fällen 6 Blätter mit über 2 cm langen Blattstielen, während die Länge der Spreite nur 3—4 mm betrug. Mit dem 7. Blatt begann ein Umschwung, da alle von nun an sitzend waren. An dem längeren Triebe zeigten sich 7 sitzende Blätter, an dem kürzeren nur 4. Die 4 untersten des ersten waren typische Übergangsblätter, je weiter nach oben, desto tiefer wurden die Einschnitte, bis das 5. Blatt ein entschiedener Dorn wurde. Eine Achselknospe als Beginn des Kurztriebes war schon bei dem obersten langgestielten Blatte ausgewachsen, wenn auch die Spitze nur gerade aus der Scheide heraustrat. Bei den sitzenden Blättern wurde sie nun bald größer als das zugehörige Tragblatt. Blattspreiten waren bei einigen der Kurztriebe bereits deutlich ausgebildet, doch alle noch vom Rücken her zusammengefaltet. Die Internodienlänge war am größten zwischen dem letzten gestielten und dem ersten sitzenden Blatte, nämlich gegen 3 cm. Zwischen den langgestielten überstieg sie nicht 1,5 cm, zwischen den sitzenden betrug sie mit Ausnahme der zuletzt angelegten, 2 cm. Die anderen 3 Exemplare zeigten dieselben Erscheinungen, die Langtriebe waren aber erst 7,5, 7,5, 4,5 5, 4,5 cm lang. Einige von ihnen waren in sofern noch instructiver, als der Übergang von den langgestielten zu den sitzenden Blättern etwas allmählicher erfolgte. — Zwischen der ganz nahe dem Boden und den in größerer Höhe abgeschnittenen Pflanzen war kein Unterschied in Bezug auf die Ausbildung der Langtriebe eingetreten.

b) Zweijährige. Die Resultate waren hier viel schlechter als bei den einjährigen; doch ist das jedenfalls nur auf Zufall zurückzuführen. Von den 5 eingepflanzten Exemplaren waren 2 überhaupt nicht ausgetrieben, 2 weitere hatten nur Triebe zwischen 0,6 cm und 1,2 cm Länge, bei denen nichts in unserem Sinne zu entscheiden war. Der letzte Stamm dagegen hatte einen Trieb von 18 cm Länge gemacht. Er verhielt sich genau wie die eben behandelten Langtriebe der einjährigen Pflanzen. Auch hier waren trotz der vollkommenen Dunkelheit, in der die Pflanzen cultiviert wurden, nach einigen Blättern mit Stielen, die bedeutend länger als die zugehörigen Laminae waren, kurzgestielte Übergangsblätter gebildet und schließlich folgten Blattdornen, in deren Achsel Kurztriebe angelegt wurden.

2. Die im Warmhaus cultivierten Pflanzen verhielten sich ganz gleich, ob sie mit einer Glasglocke überdeckt waren oder ob sie frei standen. Die

normale Feuchtigkeit des Warmhauses war somit ausreichend, die abweichende gleich zu beschreibende Ausbildung der Langtriebe hervorzurufen. (Fig. 1).

Von den 10 Exemplaren waren alle bis auf eins ausgetrieben. Wählen wir den längsten Spross wieder zur Beschreibung heraus, so finden wir die Länge des ganzen Langtriebes 8 cm. Auf 2 Schuppenblätter folgen 7 voll ausgebildete langgestielte Laubblätter. Auch die obersten von ihnen zeigten noch keine Spur von Übergängen zu Dornen, genau wie Lothelier es angiebt. Der Unterschied gegen die Angaben dieses Forschers besteht nur darin, dass es ihm gelang, in derselben Zeit einige längere Langtriebe mit mehr Blättern zu erzielen. Doch scheint die Mehrzahl auch wie unsere gewesen zu sein.


Fig. 1.

Das Verhältnis zwischen Länge der Blattstiele (I), Länge (II) und Breite (III) der Lamina war bei den 7 voll ausgebildeten Laubblättern des von uns eben geschilderten Triebes folgendes:

I.	II.	III.
12	15	75 mm
30	19	16 »
26	14	14 »
25	18	14 »
30	18	14 »
20	19	14 »
16	13	9 »

Das achte Blatt war noch ganz klein und unentfaltet. Der Übergang zwischen lang- und kurzgestielten Blättern war hier ein wenig besser zu verfolgen, als bei den in voller Dunkelheit gewachsenen Pflanzen. Die Länge der Internodien betrug bei unserem Beispiel 10, 15, 15, 11, 11, 11 mm.

Aus zwei alten Knospenschuppen des Langtriebes waren weiterhin am Grunde noch zwei Achselsprosse hervorgewachsen, die aber sehr klein geblieben waren und nur 1—2 langgestielte Blättchen trugen. Von den 26 Trieben, die an unseren 9 Exemplaren vorhanden waren, waren aber nur 6 Triebe so typisch ausgeprägt, die Mehrzahl der Fälle zeigte nur Rosettenbildung. Erst nachdem auf diese Weise etwa 5 Blätter angelegt sind, beginnen die nächsten Internodien sich sehr zu verlängern und lassen wieder typische Langtriebe hervorgehen.

Ich will schließlich nicht unterlassen, hervorzuheben, dass Achsel-

knospen aus einigen Schuppenblättern am Grunde der Langtriebe hier wie bei den im Dunkeln gewachsenen Exemplaren austreiben können. Oft erfolgt dieses sogar in großer Menge, so dass die Basis eines solchen Langtriebes ein buschiges Aussehen erhalten kann. Die Triebe erreichen nie sonderliche Größe.

Da Göbel die Vermutung ausgesprochen hatte, dass, selbst wenn die Lothelier'schen Angaben betr. Unterdrückung der Dornen und Kurztriebe sich bestätigen sollten, bei längerer Cultur als die angegebenen 6 Wochen allmählich wieder ein normales Verhalten hergestellt würde, setzte ich meine Berberispflänzchen wieder ins Warmhaus, um zu sehen, wie lange die Bildung der Langtriebblätter noch fortgesetzt werden würde. Am 2. Juli untersuchte ich sie dann wieder genauer, doch waren keine wesentlichen Verschiedenheiten gegenüber dem Verhalten am 5. Juni zu bemerken. Nur waren einige neue Internodien zugewachsen, die etwas kleiner als die obersten im Juni waren. So bei einem Triebe: 14, 2, 1,5, 4,2 mm und bei einem anderen: 20, 10, 2, 1,5, 3 mm.

Auch Mitte August war das Resultat noch nicht viel anders. Während der ganzen Vegetationsperiode war es also bei Exemplaren, die in sehr feuchter Luft combiniert mit spärlicher Beleuchtung wuchsen, nicht möglich, Dornbildung hervorzurufen.

3 u. 4. Die Pflanzen, auf die nur diffuses Licht von Norden einfallen sollte, waren in eine Holzkiste im Freien so aufgestellt, dass nur die nach Norden gerichtete Seite offen blieb, alle übrigen, auch die nach oben zu, abgeschlossen waren. Über 5 Exemplare war eine Glasglocke gestülpt, die anderen 5 standen frei. Damit in diesem Falle eine nicht so starke Feuchtigkeit wie im Warmhaus, aber möglich constant, vorhanden war, hatte ich die Glocke so aufgesetzt, dass von unten her fortwährend etwas frische Luft hineingelangen konnte. Zuvor war durch eine unter die Glocke gestellte Schale Wasser für genügende Feuchtigkeit gesorgt worden.

Nach 6 Wochen war das Resultat folgendes: Ein Unterschied zwischen ein- und zweijährigen Stämmchen war auch hier nicht eingetreten. Alle unter der Glasglocke gezogenen Pflänzchen waren, was den allgemeinen Habitus anlangt, recht dicht belaubt und üppig gewachsen. Ich konnte alle Übergänge von neu auswachsenden Langtrieben mit lang gestielten Blättern zu Kurztrieben mit sitzenden Blättern finden.

Die Langtriebe waren einmal in der Form ausgebildet, dass zunächst eine Rosette langgestielter Blätter vorhanden war und erst darauf lange Internodien folgten, — doch sah ich nie mehr als 4—5 langgestielte Blätter, darunter das oberste mitunter als Übergangsblatt zu einem Dorn. Zweitens gab es Langtriebe, die anfangs lang-, dann kürzergestielte Blätter und schließlich Dornen besaßen; in ihren Achsen befanden sich bereits sehr schön entwickelte Kurzzweige.

Besonders instructiv war folgender, am 19. Juni untersuchter Zweig:

Länge 11,5 cm, unten 5 langgestielte Laubblätter mit sehr kurzen Internodien, eine Rosette bildend, dann ein langes Internodium von 3,7 cm, darauf ein Blatt, das nur noch einen 3 mm langen Blattstiel hat gegenüber einer Länge von 25—30 mm bei den Rosettenblättern. Aus der Achsel dieses Blattes geht eine Knospe als Beginn eines Kurztriebes hervor, sie hat nur 2 Blätter ausgetrieben, von denen das äußere langgestielte 23 mm lang, das zweite noch unentwickelt ist. Das nächste Internodium zeigt eine Länge von 4 cm und trägt ein sehr schön ausgebildetes Übergangsblatt zu einem Dorn, das natürlich ganz sitzend ist. In seiner Achsel steht ein Trieb mit 2 langgestielten, 23 und 15 cm langen Blättern. — Das nächste 15 mm lange Internodium trägt einen typisch dreiteiligen Dorn, dessen Achselknospe erst ein Laubblatt entwickelt hat mit einem 4 mm langen Stiele und einer 3 mm messenden Lamina. — Endlich waren an unseren Berberis-Pflänzchen eine große Anzahl Langtriebe — und gerade die stärksten, die nur Dornen besaßen; aus ihnen gingen schöne Kurztriebe in vollkommen normaler Ausbildung hervor.

Bei den ohne Glasglocke cultivierten Exemplaren, die in erster Linie durch einen weniger üppigen Wuchs auffielen, waren nur noch wenige Langtriebe anormal und dann nie ohne die Rosettenbildung an der Basis. Als Beispiel möge wieder die Beschreibung eines charakteristischen Zweiges hier ihren Platz finden: Der Langtrieb besaß eine Höhe von 6,8 cm. 9 Laubblätter bildeten eine Rosette, davon waren die 2 untersten sitzend, die nächsten 3 Blätter hatten zwischen Stiel und Lamina ungefähr ein Verhältnis 1,1 : 1,5, die 4 letzten langstieligen endlich 2—2,5 : 2,5. — Darauf kamen 3 verkümmerte Blätter, die nur wenige Millimeter groß geworden waren, und nun betrugen die nächsten Internodien gleich 2,5 und 2,3 cm. Sie wurden abgeschlossen durch ein Übergangsblatt und einen Dorn, in deren Achseln kleine Kurztriebe entwickelt waren. Weiterhin waren einfach Kurztriebe ausgesprosst, die nicht zu Langtrieben weiter wuchsen, und war dieses Verhalten weitaus die Regel.

5. Es bliebe nur noch übrig, auf die den vollen Lichtgenuss besitzenden Berberis-Exemplare einzugehen. Wie wir sahen, wurde eine Portion ganz frei im Garten cultiviert, eine zweite durch Überdecken einer Glasglocke mit darunter stehendem Wassergefäß und Luftzulassung von unten her, in mäßig feuchter Luft gehalten. Letztere zeigten ähnliche, wenn auch noch abgeschwächtere anormale Erscheinungen wie die bei diffusem Licht unter gleichen Bedingungen gehaltenen. Erstere verhielten sich dagegen ganz normal. Meist waren Kurztriebe angelegt, die 6—8 Blätter in Büscheln trugen. Die nur wenig vorhandenen Langtriebe hatten typische Dornen. Das Herunterschneiden bis auf den Boden oder auf die Hälfte des Stammes hatte bei ihnen nur ganz wenige »Übergangsblätter«, die auch in gleichem Falle Mittmann gesehen, hervorgerufen. Daraus folgt, dass die unter anderen als normalen Feuchtigkeits- und Lichtverhältnissen ge-

wachsenen Exemplare nicht die anormale Ausbildung der Langtriebe durch das Herunterschneiden erhalten hatten. Die Blätter waren durchgehend viel kleiner als die im Warmhaus oder bei beschränktem, nur von Norden her einfallendem Lichte gewachsenen. Auch die Gestalt wich ein wenig ab, indem hier die Länge die Breite meist sehr überwog, durchschnittlich im Verhältnis 2 : 1.

Wir sind am Ende unserer Versuche, die die Darlegungen Lothelier's zu prüfen hatten. Wir können uns mit seinem Resultate nicht einverstanden erklären. Wohl war es auch hier, wenn besonders feuchte Luft und schwache Beleuchtung zusammentrafen, möglich, während der ganzen Vegetationsperiode die Dornenbildung zu unterdrücken, unter weniger extremen Bedingungen, und auch z. B. bei gänzlichem Lichtabschluss vermochten wir nur die Entwickelung der Dornen zu hemmen. Die Reihe der Übergangsformen war dabei meist etwa die:

1) Langtriebe, langgestielte Laubblätter ohne Achselknospe.
2) Langtriebe, langgestielte Laubblätter } mit schwacher Ausbildung
3) Langtriebe, kurzgestielte Laubblätter } der Achselknospe.
4) Langtriebe, Übergangsblätter und } mit starker Ausbildung der
5) Langtriebe, Dornen } Achselknospe.

An den Kurztrieben traten dann wieder auf:

1) langgestielte } Blätter.
2) kurzgestielte }

Damit ist das normale Verhalten erreicht. Auf die anatomischen Veränderungen namentlich der Blattstructur können wir erst später eingehen.

Ich wollte nun noch entscheiden, ob es möglich wäre, Sprosse, die schon einmal bis über die Grenze der Dornenbildung gekommen waren, wieder zu veranlassen, Laubblätter an den Langtrieben auszubilden. Ich stellte zu diesem Zwecke die étiolierten Exemplare, die im Dunkeln bereits ins »normale« Verhalten zurück verfallen waren, ins Warmhaus. Die bleiche Farbe war schon am zweiten Tage völlig verschwunden[1]. Am 1. Juli, also nach etwa 4 Wochen, fand ich, dass die Exemplare, die bereits vorher mehrere typische Dornen besessen hatten, auch im Warmhaus weitere ausbildeten. Die Kurztriebe hatten aber alle lang- oder doch wenigstens mittelgestielte Blätter. So zeigte eins noch am obersten, erst im Warmhaus neu entstandenen Kurztrieb einen 20 mm langen Stiel und eine nur 7 mm lange Spreite. Bei den Trieben dagegen, die im Dunkeln

---

1) Man könnte glauben, dass neben den veränderten Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen auch ein starker Wärmeunterschied sich geltend machte, der das Resultat zu verwirren droht. Doch erwähnten wir oben schon, dass die Temperatur des Zimmers, in dem die étiolierten Sprosse cultiviert wurden, eine so hohe war (zweite Hälfte des Mai 1901!), dass sie nicht unter Warmhaustemperatur sich hielt.

cultiviert, erst 1 oder 2 Dornen besessen hatten, begann noch einmal ein Rückschlag in die typische Laubblattform einzutreten. In einem Falle fand ich so noch bei dem neunten Blatte nach einem Dorn keine Spur einer Übergangsform. Unterschieden von den vorher nicht étiolierten Pflanzen waren sie nur dadurch, dass die Blätter der Langtriebe in derselben Culturzeit viel kürzere Blattstiele bekamen als die immer im Warmhaus gehaltenen; die obersten waren nur noch 5—3 mm lang. Achselknospen als Beginn der Kurztriebe begannen fast überall sich auszubilden.

Hatte ich so einen Teil der étiolierten Exemplare ins Warmhaus gesetzt, that ich den anderen, an dem, wie wir oben sahen, nur ein schöner anormaler Langtrieb während des Etiolements gewachsen war, zur selben Zeit in den vollen Lichtgenuss ganz ins Freie. Auch hier hatte der Trieb am zweiten Tage schon ein grünes Aussehen erhalten. Am 1. Juli ergab sich, dass die Internodienlänge zwischen dem vorher étioliert gewesenen Teile und dem neu zugewachsenen noch mehr differierte, als man erwarten durfte. Die Längenmaße waren 25, 30, 33, 30, 32, 13 — 2, 1, 5, 5 cm. Die Größe der Blätter, die in Kurztrieben an den 4 letzten Internodien des Langtriebes saßen, war für die völlig ausgewachsenen Blätter nur 7—5 mm lang, 5—4 mm breit. — Die Blätter an Kurztrieben, die erst bei Beginn des Lichtgenusses aus anderen Teilen des Stammes hervorgekommen waren, waren dagegen 15 mm lang, 10 mm breit im Durchschnitte. Man muss wohl annehmen, der erste Spross habe im Dunkeln so viel Material verausgabt, dass es ihm nicht möglich war, in relativ so kurzer Zeit genügend neues durch Assimilation zu erwerben.

In der Achsel der Blattdornen[1]) werden, wie wir wissen, die Anlagen der Kurztriebe gebildet[2]). Und zwar sprossen gleich im selben Jahre, in dem letztere angelegt werden, einige Laubblätter aus ihnen hervor. Areschoug (58, 59) und Göbel (14, p. 618) haben darauf hingewiesen, dass dies von biologischer Bedeutung für die Pflanze ist. Denn bei der Unterdrückung der Laubblattbildung an den Langtrieben muss anderweitig für genügende Assimilationsorgane gesorgt werden und steht wohl damit auch die Thatsache in Zusammenhang, dass die Kurztriebe schon sehr nahe dem Scheitel des Langtriebes entspringen.

1) Sehr selten wird ein Kurztrieb auch aus der Achsel eines der ganz tief stehenden Laubblätter des Langtriebes entwickelt. So sah ich im Münchener Herbar ein Exemplar, dessen Langtriebblatt 25 : 20 mm und dessen Blätter des zugehörigen Kurztriebes 15 : 9 mm durchnittlich groß waren.

2) Einen interessanten Fall, in dem Kurztriebbildung unterbleibt, erwähnt P. Magnus (42) bei der Beschreibung einer Fasciation von Berberis. Da die ganze »Energie des Wachstums von dem fasciierenden Hauptsprosse in Anspruch genommen ist«, entwickeln die in den Achseln der Dornen vorhandenen Knospen keine Kurztriebe; die meisten sind ganz unentwickelt, »nur wenige haben ein einzelnes, sehr kleines Laubblatt entfaltet«.

Die Kurztriebe (s. auch ARESCHOUG 58, 59) bringen im ersten Jahre nur Blätter hervor, im zweiten können sie entweder bereits Blüten erzeugen und dann absterben, oder aber ohne Blütenbildung mehrere Jahre weiterwachsen dadurch, dass der Kurztrieb immer neue Blattrosetten den vorjährigen folgen lässt. Drittens können sie auch Langtriebe entstehen lassen; das pflegt aber nur aus besonders starken Trieben zu erfolgen und zwar immer erst in vorgerückter Vegetationsperiode. Anfangs ist eben die ganze Lebensthätigkeit der Pflanze so auf die Bildung der Assimilations- und Fortpflanzungsorgane gerichtet, dass sich hinlängliches Baumaterial zum Erzeugen von Langtrieben nicht findet.

An den Kurztrieben können auch ferner Kurztriebe II. Ordnung gebildet werden, meist allerdings pflegen sich nur die an fertilen Kurztrieben I. Ordnung zu entwickeln. Diese können dann nicht mehr solchen höherer Ordnung Ursprung geben. Die Größe aller dieser auswachsenden Triebe ist natürlich recht verschieden. Sie schließen mit Winterknospen, die am Schluss der Vegetationsperiode sich bilden und zu deren Besprechung wir nun übergehen wollen.

An allen einjährigen Zweigen sind die Knospenschuppen typische Vaginaltegmente, bei den mehrjährigen, worauf schon Mikosch (45) aufmerksam macht, Vaginalarticulartegmente, d. h. sie sind nichts anders als die Scheidenteile der vorjährigen Kurztriebblätter. Ihre Trennung vom Blatte geht im Herbste durch die üblichen »Trennungsschichten« an der Basis der fast sitzenden Spreite vor sich. Die Zellen der Vagina verkorken dann, und entstehen so die schützenden Tegmente. Auf die Articular- folgen die im letzten Jahre angelegten Vaginaltegmente. MIKOSCH giebt an, dass am Schluss der Vegetationsperiode nur Blattanlagen hervorgebracht werden, die einen rudimentären Stiel und Spreite entwickeln. Das ist jedoch nicht richtig. Wir haben ausnahmslos auf die Laubblätter folgend zuerst sehr viele Vaginaltegmente ohne diese Spreite, von höchstens einer Länge von 2—3 mm, einer Breite von $1\frac{1}{2}$—2 mm. Kurz vor Beginn der neuen Vegetationsperiode, also etwa Februar, sah ich oft zwischen 20 und 30; gewöhnlich sind deren gegen 15 vorhanden. Schon WYDLER (55, p. 284) fand, dass von diesen Knospenschuppen die ersten vier 2 distiche Paare sind, von denen das erste an jedem Blättchen einen scharfen Rückenkiel besitzt[1]). Erst mit dem fünften Blatte beginnt dann $^2/_5$-Spiralstellung. Die äußersten Schuppen sterben meist schon zu Beginn des Winters ab, im Januar waren im allgemeinen allein die 4—5 innersten noch frisch. Das Absterben der Parenchymzellen beginnt an der Spitze der Knospenschuppe und zwar zuerst in der Nähe der Gefäßbündel.

1) Er bemerkt dazu noch: »An sterilen Sprossen folgen oft auf die zwei seitlichen niederblattartigen Vorblättchen sogleich zwei wie sie gestellte Laubblätter. Nichts ist constant als die Stellung, indem immer die vier ersten Blätter der Seitensprosse quer distiche stehen, und auf sie die vornumläufige $^3/_5$-Stellung folgt«.

Die lebenden Deckblätter, auch wo sie vom Lichte ganz abgeschlossen sind, führen in ihrer oberen Hälfte viel Anthocyan. Nach Kerner's (18), Kny's (74) und vor allem Stahl's (90) Untersuchungen dürfte dessen Bedeutung darin zu suchen sein, dass sie die durch die Blättchen durchgegangenen Lichtstrahlen in Wärmestrahlen umwandeln.

Die nächsten Blattanlagen sind meist als Übergänge zwischen Tegmenten und Laubblättern ausgebildet, sie besitzen aber nie eine so große rudimentäre Spreite, wie wir es an den unterirdischen adventiven Sprossen gesehen haben. Nur sind die Stipulae hier deutlicher als bei jenen, ebenso wie an den reinen Vaginaltegmenten. Sie sitzen links und rechts von der Blattscheide, als dünnes Häutchen sich zu beiden Seiten hinabziehend. Citerne hat die Nebenblattnatur dieser Gebilde schon erkannt, Lothelier greift ihn deswegen an (102, p. 24 u. 25), er bemerkt dazu, dass die vermeintlichen kleinen Stipulae stets zu mehr als zweien vorhanden seien. Außerdem finde man Umwandlungsstadien dieser Organe in richtige Blätter, auch bezögen sie ihre Gefäßbündel direct vom Stamme und nicht von anderen Blättern der Knospe. Schließlich sollen solche »Stipeln« in den ganz in Dorne umgewandelten Blättern vollständig fehlen. Es scheint mir nun, dass Lothelier gar nicht dasselbe unter seinen »Nebenblättern« versteht, was Citerne damit gemeint hat. Die rudimentären Spreiten hat ja auch letzterer gesehen, links und rechts von ihnen liegen die eigentlichen Stipulae, und ferner wird bei Lothelier von Gefäßbündeln in ihnen gesprochen, die den echten Stipeln überhaupt hier nicht zukommen.

Hat auch Lothelier mit seiner Polemik gegen Citerne unrecht, so könnte doch von anderer Seite die Behauptung aufgeworfen werden, dass wegen des Mangels an Gefäßen hier nur irgend welche »Anhangsgebilde« vorliegen. Nun ist aber von Glück (35) gezeigt worden, dass man den Begriff der Stipel bisher viel zu eng gefasst hat und hätten wir nach seinen Ausführungen hier »stipulae laterales« vor uns. Sie können in alternden Tegmenten durch Zerreißung mehrteilig werden, zuweilen findet sich auch ganz normal eine leichte Einbuchtung in der Mitte eines jeden.

In die Tegmente treten stets mehrere, meist 3, Gefäßbündel ein, convergieren nach der Spitze der Vagina bis fast zur Berührung, um dann an den Übergangsblättern sowie an den gleich zu besprechenden Laubblättern wieder zu divergieren.

Letztere sind in einer Knospe durchschnittlich zu 6—8 vorhanden, und werden die ältesten von ihnen schon recht früh im Vorjahre angelegt, während die jüngsten wohl meist erst nach Sprengung der Knospenhüllen im Frühjahre gebildet werden. — Eine Einschnürung zwischen Vaginal- und Spreitenteil zeigt sich bei jedem schon recht zeitig, bald darauf erscheinen auch die Stipulae und sodann, wenn das Blatt eine gewisse Größe erreicht hat, beginnen die Zähne sich am Rande nach Anlegung der Nervatur, und zwar von unten nach oben fortschreitend, also in entgegen-

gesetzter Richtung wie bei den Dornen, zu entwickeln. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass bei dem Dorn die Spitze von besonders großer Wichtigkeit für die Pflanze ist und so zuerst fertiggestellt wird.

Die Laubblätter sind in der Knospe etwas gewölbt, die Ränder bei den äußeren wulstig nach innen umgeschlagen. Dadurch kommt es oft vor, dass die Stipulae hinten mit ihren Spitzen zusammenstoßen, so dass ein förmlicher Wulst hinter dem Blatte zu liegen scheint. Doch finden wir die Nebenblätter auch schon in diesen Stadien aufgerichtet zu beiden Seiten der Vagina. Je älter die Blätter werden, desto weiter werden die Stipeln, die demnach relativ früh ihr Wachstum einstellen müssen, von einander getrennt.

Nach Sprengung der Knospen sterben die Knospenschuppen bald vollständig ab. Die anfangs noch sehr zarten Blättchen werden gut durch die starrenden, sie in erster Zeit überragenden Blattdornen geschützt. Die Entfaltung der Blätter, in Heidelberg bereits um den 20. März beginnend, geht so vor sich, dass die schwach »kahnförmige« Spreite (s. auch Hinze [72]) zunächst etwas nach außen gebogen wird. Darauf öffnet sie sich, an der Basis beginnend; am oberen Ende bleibt sie dabei oft noch recht lange etwas eingebogen.

Bei der Ausbildung der Laubblätter zu ihrer vollen Größe beobachten wir eine Eigenart insofern, als die ersten auf die Tegmente und Übergangsblätter folgenden stets eine deutlich gestielte Spreite haben, sich also den ersten Blättern, die nach den Cotyledonen bei Keimpflanzen entstehen, nähern. Diese selbe »Primär-Blatt«-Form fanden wir ja ähnlich auch bei Verletzungen, die Rückschlagserscheinungen hervorzurufen geeignet sind, sowie bei veränderten Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen.

Auf die primärblattartigen Formen folgen dann ganz »normale« Blätter, deren Gestalt ungemein variabel ist. Die Grundform dürfte verkehrt-eiförmig-länglich sein mit schwach gesägtem Rande. Namentlich in der Cultur verändern sie sich oft sehr stark, wie die zahlreichen Spielarten beweisen. Bei Usteri (121) haben wir eine gute Aufzählung[1]).

---

1) Im Index Kewensis findet sich weiterhin eine endlose Menge Synonyme, die zeigen, wie variabel die Berberitze in Natur und Cultur ist und zwar hauptsächlich in ihrer Blattgestalt. So sind als B. vulgaris L. erkannt worden, die anfangs unter folgenden neuen oder durch Verkennung mit anderen Species missbrauchten Namen beschriebenen Arten: B. abortiva Renault, B. acida Gilib., B. aetnensis Boerg., B. apyrena Hort., B. arborescens Hort., B. asperma Poit. u. Turp., B. aurea Tausch, B. Bigelovii Schrad., B. brachybotrys Edgen, B. calliobotrys Bienert, B. crenulata Schrad., B. cretica L., B. densiflora Boiss., B. dentata Tausch, B. dulcis Hort., B. dumetorum Gouau, B. edulis Hort., B. emarginata Willd., B. heterophylla Hort., B. heteropoda Schrenk, B. hispanica Boiss., B. iberica Sweet, B. ilicifolia Broth., B. innominata Kjellm., B. integerrima Bunge, B. irritabilis Salisb., B. Jacquinii Hort., B. kunawurensis Royle, B. laxiflora Schrad., B. Lycium Hort., B. macracantha Schrad., B. marginata Hort., B. Maximowiczii

Nach diesen Angaben wird es von selbst einleuchten, dass wir bei Besprechung eines »normalen« Blattes eine Beschreibung geben, die für so und so viele Formen von Berberis vulgaris nicht zutreffen kann.

Halten wir uns einmal an die bei uns wild wachsende Form, so wäre etwa folgendes zu sagen:

Das Blatt ist am Grunde articuliert[1]) und sitzend. Außer einem starken Mittelnerv mit wenigen Seitenzweigen haben wir noch zwei kleinere Nerven, die schon am Blattgrunde links und rechts vom Hauptnerv abbiegen, aber auch im Blattstiel vollständig frei vorhanden sind. Diese drei entsprechen den drei Teilen des Blattdornes.

Die weitere feine Nervatur ist nach der Schenk-Schimper'schen (25) Ausdrucksweise camptodrom. Von den Camptodromieen geht ein doppeltes bis mehrfaches Maschennetz aus, das im allgemeinen nicht bis zum Rande reicht und nur einzelne, von der Mitte der äußersten Maschen entspringende Nerven dorthin entsendet. Der Rand selbst ist mit einer »Randleiste« versehen. Ihm laufen in einiger Entfernung stets kleine Gefäßbündel parallel, die nach außen von mächtigen Sklerenchympartien halbmondförmig umgeben sind. Letztere bilden eine Aussteifung des Blattrandes. Wo er in einzelne Zähne ausspringt, geht jedes Mal eine der eben besprochenen Gefäßbündelendigungen in erstere hinein.

Die Dicke des Blattes ist etwa 0,21—0,24 mm, wovon auf das Assimilationsgewebe 0,19—0,22 entfallen. Wir haben 2 Schichten von Palissadenparenchym. Spaltöffnungen finden sich nur an der Unterseite und zwar 120—140 auf 1 qmm.

In den bei besonders großer Feuchtigkeit herangewachsenen Blättern fand ich ihre Zahl auf ca. das Doppelte vermehrt. Ich stehe hierin im Gegensatz zu Lothelier (76, p. 70 u. 75), der betont, die wassergesättigte Luft vermöge »de diminuer .... le nombre des stomates«. Meine Blätter ergaben dagegen 270 auf 1 qmm in diesem Falle; Berberis versteht sich also auch anatomisch sehr gut den veränderten äußeren Bedingungen anzupassen. Im übrigen ist die Beschreibung der anatomischen Structur der im Feuchten gesprossten Blätter bei Lothelier richtig, so dass ich darauf hier verweisen kann: das Palissadenparenchym ist weniger gut entwickelt und die Schwammparenchymzellen, die sonst ihren größten Durchmesser in der Richtung der Blattlänge hatten, werden nahezu isodiametrisch.

Regel, B. microphylla F. G. Dietr., B. mitis Schrad., B. nepalensis Hort., B. nitens Schrad., B. nummularia Bunge, B. obovata Schrad., B. pauciflora Salisb., B. provincialis Audib., B. racemosa Stokes, B. rubra Poit. et Turp., B. sanguinea Hort., B. sanguinolenta Hort., B. spathulata Hort., B. sphaerocarpa Kar. et Kir., B. sibirica Hort., B. Thunbergii DC., B. turcomannica Kar., B. violacea Poit. et Turp.

1) Bei Species mit langen Blattstielen kann die Articulation entweder normal dem verbreiteten Laminargrund folgen, oder dieser noch stielartig ausgezogen sein, so dass die Articulation in der Mitte des Stieles zu stehen scheint.

Die Mittelrippe ragt bei allen Blättern beträchtlich auf der Unterseite vor. So zeigte in einem beliebig herausgegriffenen Falle ein Laubblatt bei einer sonstigen Dicke von 0,22 mm an der Stelle, wo sich die Mittelrippe befand, gegen den Blattgrund hin 0,83 mm. Mechanisch wichtig ist ferner hier außer der schon erwähnten »Randleiste« der Umstand, dass die einzelnen Gefäßbündel durch Sklerenchympartien an beiden Seiten überdeckt sind. Bei den starken Nerven reichen diese sogar ganz an die beiden Epidermen heran, während bei allen schwächeren sich assimilierende Zellen dazwischen finden[1]).

Erwähnt mag schließlich noch werden, dass die Blätter (im Jugendzustand wenigstens) unbenetzbar sind, und wird dies durch Wachsauflagerungen beiderseits hervorgerufen. Schon Fr. Darwin (65) hat Berberis in seine Classe: »Leaves with bloom on both surfaces« gestellt. — Mit dem Älterwerden geht die Unbenetzbarkeit allmählich verloren[2]).

Im allgemeinen werden an einem Kurztriebe nicht mehr als 8 Laubblätter während einer Vegetationsperiode gebildet. Es fragte sich, ob auch hier, wie bei einigen anderen Pflanzen (s. z. B. Göbel [11, p. 775; 14, p. 577]), deren Zahl sich vergrößern würde, wenn durch irgend eine Verletzung die einmal ausgebildeten in ihrer Gesamtheit der Assimilation entzogen würden. Um dies festzustellen, schnitt ich am 30. April 1901 an

---

1) Wie viel die »Zugfestigkeit« des Blattes auf der Mittelrippe beruht, mögen folgende Messungen zeigen, vorausgesetzt, dass wir mit Zugfestigkeit ein Gewicht f bezeichnen, das einen Streifen von der Querschnittseinheit gerade noch vor dem Zerreißen bewahrt. Wenn a die Breite, b die Dicke des Blattstreifens, P das Maximalgewicht ist, haben wir $P = abf$ oder $f = \frac{P}{ab}$. Enthält der Streifen die Mittelrippe in sich, bekam ich (bei $a = 5$, $b = 0{,}23$, $P = 190$) $f = 165 \frac{g}{m^2}$ (in einem zweiten Falle selbst $182{,}6 \frac{g}{m^2}$), ging derselbe nur dicht neben dem Hauptnerv (bei $a = 5$, $b = 0{,}23$, $P = 135\,g$): $f = 117 \frac{g}{m^2}$; endlich falls der Streifen quer zur Mittelrippe geschnitten war bei gleichem a u. b $P = 100$, $f = 87 \frac{g}{m^2}$. Ich muss zu diesen Versuchen aber noch bemerken, dass die Zahlen nicht auf absolute Richtigkeit Anspruch machen können, sondern dass ihr Wert relativ in der Vergleichung unter einander beruht. Dies ist aus der ziemlich rohen Versuchsanordnung zu erklären. Ich spannte nämlich das Blattstück oben und unten in eine Klammer, an der unteren befestigte ich die Gewichte. Durch die Klammern wurde auf einzelne Stellen ein starker Druck ausgeübt, der sich steigern musste mit verstärktem unteren Gewicht, um ein Hinausgleiten des Streifens zu verhindern. Dieser Druck war jedenfalls nicht ohne Einfluss auf das Zerreißen des Streifens, da der Riss immer in der Nähe einer der beiden Klammern erfolgte.

Die Zahlen können nur ungefähr angeben, um wie viel fester das Blattgewebe mit dem Hauptnerven ist als ohne diesen.

Wenn wir übrigens ein Blatt an Blattspitze und Stiel festhalten, treten die ersten Risse immer dicht neben den Nerven ein.

2) Gewisse Culturformen behalten aber dauernd wachsbereifte Blätter.

mehreren (mehrjährigen) Sprossen alle Blätter der Kurztriebe ab. Bereits Mitte Mai, nachdem bis dahin kein neues Wachstum makroskopisch zu sehen war, begannen die ersten neuen Spreiten sich zu entfalten. Die kleinen Blatthöcker, die sonst normal zu Tegmenten für die nächstjährigen Winterknospen geworden wären, wuchsen hier zu Laubblättern aus. — Das weitere Wachstum ging nun recht rasch von statten. Am 22. Mai zeigten drei aufeinander folgende, beliebig herausgegriffene Kurztriebe folgendes Verhalten:

1. 3 Blätter, 2, 1,7, 1,1 cm lang, ausgebreitet; ein viertes noch ganz kleines (0,5 cm) begann gerade die Spreite zu entfalten. Die Breite war in analoger Weise absteigend, bei dem größten 1,5 cm.
2. 4 Blätter, 1,8, 1,5. 1,0, 0,8 cm lang, Breite von 1 cm beim größten bis 0,4 beim kleinsten.
3. Außer dem Kurztriebe erster Ordnung begannen noch 2 zweiter aus den Achseln der beiden untersten Articulartegmente auszuwachsen (vielleicht war dies eine Folge der Verletzung). Die Kurztriebe erster Ordnung hatten 4 Blättchen, 2, 1,9, 1,7, 1 cm lang, zwischen 1 u. 0,3 cm breit; das jüngste Blatt war noch nicht völlig entfaltet. Der eine Kurztrieb zweiter Ordnung zeigte 3 Laubblätter, 1,5—0,9 cm lang, 0,7—0,5 cm breit, der zweite drei noch kleinere Blättchen, von denen das größte 0,9 cm lang, 0,4 cm breit war.

Die Blätter waren alle sitzend, sie folgten zum Teil direct auf die abgerissenen, zum Teil waren aber einige Blatthöcker dazwischen unentwickelt geblieben. Diese dürften bei dem Abschneiden der ersten Blätter mitverletzt gewesen sein. Die Neuzuwachse waren leicht durch ihr frischeres Grün, oft mit rötlichem Schimmer, von den älteren zu unterscheiden.

Am 31. Mai waren die Blätter zu genau der Größe herangewachsen, die sie an unverletzten Kurztrieben besaßen. Die so schnelle Entwickelung wurde allerdings durch die überaus hohe Temperatur der zweiten Hälfte Mai 1901 beeinflusst.

Um zu constatieren, ob die Pflanze die Fähigkeit besitzt, auch noch in etwas vorgerückterer Jahreszeit neue Blätter an den alten Kurztrieben auszubilden, gleichzeitig um zu sehen, ob derselbe Spross auch bei einer zweiten vollständigen Beraubung der Blätter noch neue producieren würde, entlaubte ich am 31. Mai einmal zwei Sprosse, die bis dahin unverletzt geblieben waren: einen einjährigen, lebhaft wachsenden Trieb und einen mehrjährigen Zweig, dann aber auch die sämtlichen Kurztriebe des ersten Males. — Es zeigte sich absolut kein Unterschied in dem zum ersten Male entblätterten mehrjährigen und dem schon einmal entlaubten Sprosse; beide hatten am 15. Juni fast alle Knospen neu austreiben lassen, die Blättchen waren aber noch nirgends entfaltet. Die Kurztriebknospen zweiter Ordnung begannen erst leicht anzuschwellen. Der einjährige Spross war zur selben Zeit schon viel weiter als die anderen; mehrere Laubblätter hatten

ihre Spreiten bereits ausgebreitet. Am 1. Juli fand ich, dass von den 11 zum zweiten Male ihrer Blätter beraubten Knospen 9 wieder ausgewachsen waren, meist waren nur 2—3, aber vollkommen normale Blätter entwickelt, in einem Falle sogar 5, außerdem eine Achselknospe im ersten und eine im fünften Tegment. Erstere zählte 7 Blätter, davon waren alle als Vaginaltegmente bis auf die beiden letzten »Übergangsformen« ausgebildet. Die Tegmente hatten eine durchschnittliche Länge von 2—1,5 mm.

Die nächsten 3 Tegmente des Kurztriebes I. Ordnung waren ohne Achselknospen, diese war dann wieder, wie schon erwähnt, im folgenden ausgewachsen. Sie besaß 9 Vaginaltegmente und 3 Laubblätter, deren Länge 10, 11, 7 (resp. die beiden letzten 8 und 5 ohne Stiel) mm betrug. Die Breite war 7, 5, 3 mm. Nun folgen 18 weitere Tegmente, zunächst noch vaginale, dann articulare (von den Abreißungen der beiden Entlaubungen), dazwischen allerdings ein paar (wohl verletzte) Blatthöcker. Weiterhin kamen 5 Laubblätter, von denen das größte 25 mm lang, 12 mm breit, das kleinste 12, resp. 4 mm groß war. Den Beschluss machten 5 nicht mehr zur völligen Ausbildung gekommene Blättchen mit abgestorbenen Spitzen und einige Blatthöcker. Also 33 Blätter ohne die letzten Höcker waren im Laufe eines Jahres von der Knospe entwickelt, daneben noch 12 + 7 von den beiden Trieben II. Ordnung. Im ganzen können wir in den 52 des Kurztriebes eine ziemlich große Leistung erblicken.

Am 1. Juli schnitt ich ein drittes Mal die neugebildeten Laubblätter von den Kurztrieben ab. Eine Neubildung trat nun nicht mehr auf. Dass nicht die späte Jahreszeit daran schuld war, bewies mir ein Entblätterungsversuch, den ich am gleichen Tage an einigen bis dahin unverletzten Zweigen machte. Es wurden hier überall noch einige Blättchen ausgetrieben, freilich wuchsen sie nicht mehr besonders groß heran. Bei dem drei Mal entblätterten Zweige muss eine Erschöpfung durch die fortwährenden Neuproductionen eingetreten sein.

Die Blütenstände bilden sich, wie oben bereits erwähnt, nur an den oberen Kurztrieben. Man betrachtet sie gewöhnlich als einfache, selten unten verzweigte Trauben, die zuweilen mit Endblüte vorkommen. Hier stehen sich aber doch zwei Anschauungen gegenüber, einmal die eben genannte, die auch A. Braun vertritt, wenn er sagt (28), dass das Vorkommen von Gipfelblüten »keineswegs so selten sei, dass man das Fehlen derselben als einen wesentlichen Charakter der ährenartigen oder sogar centripetalen Blütenstände betrachten dürfe«, und die sich in neuerer Zeit namentlich Čelakovsky (30) zu eigen gemacht hat. Zweitens aber existiert eine noch ältere Ansicht, die in unseren Tagen z. B. noch von Radlkofer (48) verfochten wurde, der die Blütenstände, die zur Bildung einer Endblüte befähigt sind, als Cymen betrachtet. Objectiv entscheiden lässt sich natürlich der Streit nicht; wir werden unsere Ansicht bei Besprechung aller

Berberis-Species im Zusammenhange ausführen. Die Entwickelung der Blütenstände, die bereits im Herbst beginnt, erfolgt entweder völlig centrifugal von unten nach oben, oder es wird nach einigen derartigen seitlichen Blütenanlagen eine Endblüte gebildet und es werden zwischen Endblüte und unteren Blüten weitere eingeschoben.

Die anfangs aufrechten Inflorescenzen senken sich bereits recht früh, noch vor dem Aufblühen, so dass der ganze Blütenstand hängend wird. Die Inflorescenzachse muss also zugfest gebaut sein, um das nicht unerhebliche Gewicht der heranreifenden Beeren tragen zu können. Wie bereits Nanke (104) gesehen hat, nehmen während der Fruchtreife die der Festigung dienenden Zellelemente, aber nicht sehr bedeutend gegenüber denen des Knospenstieles zu. Außerdem sind sie ungemein biegsam. Man kann die Achsen meist so weit zusammenbiegen, dass die beiden Enden sich berühren, ohne dass Zerreißung eintritt.

Die Blütenstände sind im allgemeinen ziemlich regelmäßig gebaut, der Art, dass die Internodien der Hauptachse ungefähr gleich lang sind oder gleichmäßig von unten nach oben an Größe abnehmen. Doch finden sich auch oft Ansätze zu Quirlbildungen, indem einzelne Internodien sehr kurz sind, so dass die Seitenäste sich sehr genähert erscheinen, dann wieder ein längeres Internodium folgt und wieder mehrere kurze. Die in regelmäßiger $^2/_5$-Spirale angeordneten Blütenstiele sind meist von ziemlich gleicher Größe. Doch giebt es natürlich von den »regelmäßig« gebauten Blütenständen ungezählte Abweichungen.

Am Grunde des Blütenstandes stehen 2 Hochblätter, aus denen noch keine Seitenachsen hervorgehen. Sie wie alle übrigen Bracteen sind ähnlich wie die Niederblätter gebaut. Der Vaginalteil überwiegt genau so wie dort, ebenso sind die häutigen Stipularsäume gut entwickelt. Ein Spreitenteil hebt sich dicht an der Spitze meist durch Abschnürung hervor. Aus der Achse der oberen Bracteen entspringen die Blütenstiele, die immer noch zwei seitliche schwach ausgebildete Vorblätter, meist nahe der Blüte, besitzen (s. a. Wydler [55] p. 285).

Die einzelnen Blüten selbst sind in der Regel aus dreigliedrigen Cyklen zusammengesetzt. Payer (46) hat in seiner Organogénie zuerst die Entwickelung genauer verfolgt und gefunden, dass die einzelnen Kreise ganz normal akropetal angelegt werden, die Glieder jedes einzelnen gleichzeitig. Die Blütenformel lautet $k_{3+3}\ C_{3+3}\ t_{3+3}\ G_1$ [1]).

Außer diesen regelmäßig drei-zähligen kommen sehr häufig auch Blüten mit 5 Kelch-, Kronen- und Staubblättern vor, namentlich finden wir dies bei der Terminalblüte. In diesem Falle sind Kelch, Krone und Stamina superponiert und Baillon (1) und Eichler (31) fassen jeden Kreis als aus 2,

1) Wydler (55, p. 285) beobachtete zuweilen 3 Kelchcyclen. — Henslow's Vorstellung (37), wonach die 3 Bracteen, 6 Sepalen, 6 Petalen, 6 Stamina, i. g. 21 Glieder einem Cyclus der $^8/_{21}$ Stellung entsprechen, erscheint mir unrichtig.

einem 2- und einem 3-gliedrigen gebildet, auf. Wir werden am einfachsten sagen, wie auch EICHLER andeutet, und CITERNE ausführt, die einzelnen Blattanlagen werden auch weiterhin wie bisher am Spross in $^2/_5$-Spirale angelegt, während normal bei Beginn der Blütenregion eine Umänderung dieser in dreigliedrige Wirtelstellung eintritt. Dass alle 5 Blattanlagen jedes Mal in einem Cyklus erscheinen, ist wieder durch Rücksicht auf die gewohnte cyklische Blütenblattanordnung zu erklären.

Neben diesen nach der 5-Zahl gebauten Blüten finden wir nach WYDLER und EICHLER auch noch andere Unregelmäßigkeiten, so 2- und 4-zählige und nach $^2/_7$-Spirale construierte Blüten. Fassen wir die in $^2/_5$-Spirale stehenden als ein Mittelding zwischen 2- und 3-zähligen auf, so können wir ebenso die in $^2/_7$-Spirale befindlichen als Übergänge zwischen 3- und 4-zähligen betrachten. Die 4 ersten Cyclen sind als Blütenhülle mit leuchtend gelben Blättern ausgebildet; in jedes treten am Grunde 3 von einander unabhängige Nerven ein, mitunter sind auch 2 unten mit einander verschmolzen. Der Mittelnerv ist unverzweigt mit Ausnahme seines oberen Teiles, während die beiden Seitennerven bald nach dem Eintritt in das Blatt je einen weiteren großen Seitenast abgeben.

Näher interessieren uns vor allem die auf die Kelchblätter folgenden Kreise; es fragt sich nämlich hier, ob ihre Blätter als Petalen oder als von diesen verschiedene »Honigblätter« oder »Nectarien« aufzufassen seien, da am Grunde jedes Blattes zwei honigabsondernde Drüsen sich befinden. PRANTL (23) tritt für letztere Ansicht ein, die älteren Botaniker und von den jüngeren CITERNE für erstere. FEDDE, der Monograph der Gattung Mahonia (9) wählt für die fraglichen Blätter den Namen der »Blumenblätter«, polemisiert aber gegen CITERNE. Wenn FEDDE meint, der Beweis, dass diese Organe Petalen seien, sei CITERNE nicht gelungen, da er als Gründe nur »ihre Stellung zwischen Kelch- und Staubblättern und ihre Entstehung vor den Staubblättern« nenne, so möchte ich zur Stütze der CITERNE'schen Ansicht noch ein weiteres Moment anführen. Das ist die Berücksichtigung der verwandten Gattung Nandina. Hier trägt von den beiden Petalenkreisen nur der innere Nectarien, während der äußere davon frei ist. Sollen wir hier mit einem Male 3 Petalen annehmen? Sollen wir weiterhin bei den immerhin nahe verwandten Podophyllum-Arten, denen Nectarien fehlen, ein ganz anderes Blütendiagramm als bei Berberis construieren? Und wissen wir nicht, dass bei der den Berberidaceen so nahestehenden Familie der Ranunculaceen die Nectarien an den verschiedensten Blütenteilen auftreten können? Ich halte den ganzen Streit für gegenstandslos. Wenn Nectarien ebenso an Laubblättern, wie an Kelchblättern und Staubgefäßen vorhanden sein können, warum »dürfen« denn durchaus die Petalen hier keine besitzen? GÖBEL betont mit Recht (12), dass Nectarien keinen »morphologischen, sondern einen rein physiologischen Begriff« bedeuten und giebt das Berberis-Diagramm ausdrücklich als $K3+3\ C3+3\ A3+3\ G1$ an.

Nun sind Fälle bekannt geworden (Wydler 55, Citerne 6, p. 25, Göbel citiert nach Penzig 21), in denen Übergänge zwischen den »Honigblättern« und Staubgefäßen vorkommen. Doch kann man keine theoretischen Folgerungen daraus ziehen, da wir Mitteldinge zwischen Petalen und Staubgefäßen vielfach in halbgefüllten Blüten auftreten sehen, ohne dass man darum es versucht hat, etwa überhaupt alle Petalen aus den Stamina abgeleitet zu denken. — Die Stamina, 6 an der Zahl, haben lange Filamente, aber kurze Antheren, die sich intrors öffnen (Baillon 1, p. 274). Von den 4 angelegten Fächern stellen 2 normal recht früh ihr Wachstum ein, und zwar sind dies die unteren; in abnormen Fällen wurden aber auch alle 4 gleich ausgebildet gefunden (94). Die Öffnung geschieht bekanntlich durch 2 Klappen in der Art, dass ein ovales Stück von der Wandung abgelöst wird, das in die Höhe klappt, indem es sich mit dem Pollen belädt, so dass, wie Fedde (9) bemerkt, »die senkrecht aufgerichteten Klappen fast wie Verlängerungen der Antheren nach oben hin aussehen.« Die genauere histologische Litteratur ist bei Fedde nachzusehen, hier mag nur gesagt werden, dass an den Stellen, an denen das Aufreißen erfolgt, die Zellen der Schicht, die sonst als Faserzellenschicht ausgebildet ist, keine Aussteifungen besitzen. Das Aufklappen geschieht wahrscheinlich infolge einer durch das Austrocknen verursachten Spannung, »da an der Stelle, wo die Klappe mit den Antheren verbunden bleibt und wo die Biegung nach oben stattfindet, die Zellen der Faserschicht auf der Außen- und Innenseite ganz verschiedene Aussteifungen zeigen« und sich nun die Außenwände, da sie nur wenig ausgesteift sind, bei der Trockenheit stärker contrahieren können, wie die stark verdickten Innenwände«. — Die Pollenkörner (s. Lidforss 75) sind sehr resistent und keimen reichlich in destilliertem Wasser. Seit langem wissen wir, dass die Stamina an der Innenseite der Basis reizbar sind, und existiert darüber eine umfangreiche Litteratur, die bei Fedde (9, p. 44 und 45) übersichtlich zusammengestellt ist. Die Pfeffer'sche (84) Erklärung ist ja so bekannt, dass wir hier nicht näher darauf einzugehen brauchen.

Eine abweichende Ansicht vertritt nur Chauveaud (98), der ein besonderes reizleitendes Gewebe annimmt. Ich will hier nur auf diese mir in vielen Einzelheiten gegenüber der klaren Darlegung bei Pfeffer nicht recht wahrscheinliche Hypothese verweisen. — Über die Erhaltung der Reizbarkeit an herausgenommenen oder halbierten Staubgefäßen, sowie über Anästhesierung mit Chloroform und Chloral, wobei letzteres gar nicht einzuwirken scheint, hat Heckel (68, 69) interessante Versuche angestellt, die hier auch nicht näher berührt werden sollen.

Der meist schräg stehende Fruchtknoten ist ellipsoidisch, die Placenta grundständig mit 2 anatropen Samenanlagen[1]) und zwar ist die Raphe nach

1) Nach Schleiden und Wydler (55) ist zuweilen noch eine dritte höher orientierte Samenanlage vorhanden, die dann atrop ist.

oben, die Mikropyle nach unten gewandt. Dieselbe Lagerung kommt, wie hier ein für alle Male gesagt werden mag, im allgemeinen sämtlichen hier zu besprechenden Pflanzen zu, doch finden sich nach CITERNE auch mitunter Abweichungen. Die Narbe ist sitzend. Ihre Papillen umgeben als Haarring den kreisförmigen Narbenrand.

Jede Samenanlage hat 2 Integumente und zwar, was für die Berberidaceen im Gegensatz zu den meisten Ranunculaceen charakteristisch ist, überragt das äußere stets das innere.

Nachdem wir so die einzelnen Teile der Blüte kennen gelernt haben, wollen wir auf die Bestäubungsbiologie noch ein wenig eingehen, die uns namentlich durch H. MÜLLER's (80) Untersuchungen genauer bekannt ist.

In erster Linie dürfte der leuchtendgelbe »Schauapparat« (ein Ausdruck, den ich trotz der bekannten Arbeiten v. PLATEAU [ref. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901] beibehalte), des Kelches und der Petalen, sowie der starke, von KERNER zu den »aminoiden« gerechnete Duft zum Anlocken der Insecten von Bedeutung sein. Die Blüten sind weiterhin proterogyn, der erste Schutz besteht darin, dass noch vor dem Aufblühen die ganzen Inflorescenzen abwärts geneigt werden; die Antheren werden noch besonders dadurch geschützt, dass sie in einer durch leichtes Umbiegen der Blumenblätter an ihrer Spitze entstandenen Höhlung aufgenommen werden. Die Staubfäden legen sich ganz dicht an die Blumenblätter an. »Der abgesonderte Honig kann sich daher nicht zwischen Blumenblättern und Staubfäden sammeln, sondern er muss sich, der Adhäsion an den Staubfäden folgend, in die Winkel zwischen diesen und dem Stempel hinabziehen, die man dann auch ganz mit Honig gefüllt findet. In einen dieser Winkel muss also jedes besuchende Insect den Rüssel senken, um Honig zu erlangen; indem es dies aber thut, veranlasst es dadurch die beiden an ihrer Wurzel berührten Staubfäden sich nach dem Stempel hin zu bewegen und den Rüssel oder Kopf des besuchenden Insects, der sich zwischen 2 Antheren und der Narbe eingeschlossen findet, auf einer Seite mit Blütenstaub zu beschaffen.« Nun begiebt sich das Insect, wahrscheinlich durch den Schlag des Staubfadens gestört, zumeist sofort auf eine andere Blüte (wenigstens thun das Bienen, während Hummeln auch mehrmals Nectartropfen aus derselben Blüte hinter einander aufsaugen). Will das Insect in der neuen Blüte an ein Nectarium heran, muss es den Pollen, mit dem es durch den Schlag des Stamen beladen ist, irgendwo an die Narbe absetzen. Somit würde Fremdbestäubung eintreten, während bei Hummeln, die mehrmals aus einer Blüte Nectar entnehmen, Autogamie unvermeidlich würde, wenn wir nicht Proterogynie hätten. Die älteren Biologen hatten auch die Blüten von Berberis als typisch autogame angesehen. Dem widerspricht aber außer dem eben angeführten Verhalten der Besucher einmal die Proterogynie, dann können wir auch sehen, dass sich sofort bei

dem Aufblühen die Stamina so weit als möglich von der Narbe entfernen und nach Öffnung der Antheren durch Klappen diese mit dem Pollen beladen und — bei den hängenden Blüten — weit tiefer stehen als die Narbe selbst.

Beim Welken der Blüten, wobei sich die Stamina natürlich auch nach dem Inneren begeben, kommen diese der Narbe bis zur Berührung nahe. Müller giebt an, dass wahrscheinlich keine Selbstbestäubung eintrete, Knuth (73) sah dagegen eine spärliche Fruchtbildung. Fedde (9), der meint, dass die Frage der Autogamie noch nicht experimentell entschieden sei, hat eine Arbeit von Halstedt (67) jedenfalls nur aus einem ungenauen Referat im Botanischen Jahresbericht gekannt, und so ist es ihm entgangen, dass dieser amerikanische Forscher bereits durch Überziehen von Papiersäckchen über die Blütenstände die Fruchtbildung verhindert hat. Er giebt nämlich zu, dass sie nur bei 4 von ca. 30 Inflorescenzen erfolgte, und bei 3 gerade, wo der Sack ein Loch hatte. Dass diese Beispiele ausscheiden müssen, ist nun selbstverständlich, aber auch bei der letzten Inflorescenz ist es schließlich nicht unmöglich, dass die Befruchtung durch ein am Stiele entlang kriechendes Insect vorgenommen war[1]).

Die Frucht ist eine rote Beere und enthält 2 Samen[2]). Der junge Embryo (zuweilen finden sich auch mehrere, so Wydler cit. nach Penzig 21, p. 211) ist gerade und ziemlich kurz. Die Wurzel ist etwa gerade so lang, wie die beiden Cotyledonen, cylindrisch, abgestumpft, vor der Spitze meist ein wenig verdickt. Die Cotyledonen selbst liegen, wie Fig. 2*a* uns zeigt, so, dass sie auf einem Querschnitt durch beide Samen parallel der Scheidewand gelagert sind, während bei den verwandten Menispermaceen oder Ranunculaceen sie dabei senkrecht stehen[3]) (Fig. 2*b*).

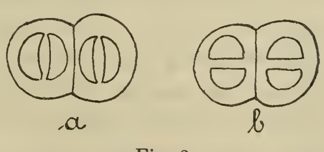


Fig. 2.

Die leuchtend roten Früchte werden gerne von Vögeln gefressen und ist so in ausgiebigstem Maße für die Verbreitung der Berberitze gesorgt, umsomehr, als nach Kerner's (18) Versuchen die Samen nach Passieren des Darmcanals der Vögel schneller keimen, als wenn sie nicht verzehrt werden.

Die Berberitze enthält in allen ihren Teilen viel Berberin, das, wie wir

1) Besucher sind nach Knuth für Deutschland 4 Käfer, 14 Dipteren, 13 Hymenopteren, außerdem liegen noch einige Beobachtungen anderer Insecten aus den Alpen, Holland und Sehottland vor.

2) Döll giebt in seiner »Flora von Baden« selbst 1—8 Samen an!

3) Dieser schon von Hofmeister (17, p. 621) festgestellte Unterschied sollte noch größere Bedeutung nach diesem Forscher haben. Er nahm an, dass bei der zweiten Gruppe die Lage des Embryos von der Schwerkraft abhängig sei. Schmid (88) hat das Unrichtige dieser Anschauung nachgewiesen.

sahen, z. B. die Gelbfärbung der Rinde und des Holzes in Stamm und Wurzel bedingt. Die Früchte sind sehr gerbsäurereich.

Allgemein bekannt ist, dass die so schädliche Puccinia graminis in ihrer Äcidienform auf den Blättern von Berberis schmarotzt. Auf Früchten kommt der Pilz seltner vor, doch finden sich auch dafür Angaben, die erkennen lassen, wie stark erstere durch den Parasiten deformiert werden. — Von den zahlreichen sonstigen Pilzen, die bei Saccardo nachgelesen werden mögen, will ich nur noch Puccinia Arrhenateri hervorheben, die als »Aecidium magellanicum« Hexenbesen auf der Berberitze hervorruft.

Unsere Pflanze ist für ganz Mitteleuropa der einzige einheimische Vertreter der Familie. Wittich (128) hat Studien über ihre Verbreitung angestellt. Die Nordgrenze ist in Südschweden und Norwegen der 60° etwa[1]), auch in Schottland findet sie sich. Ihre Nordgrenze in Mitteleuropa ist aber wohl ziemlich tief anzunehmen. Es ist dies ungefähr eine Linie, die von der Rheinmündung quer durch Deutschland zur Weichselquelle und von da stark südöstlich geht. Die Südgrenze verläuft durch Nordwestafrika, Sizilien, Griechenland, Kleinasien, Persien bis zum Himalaya. Lindsay und Brandis (126) geben an, dass die Himalayaform kaum von der mitteleuropäischen abweicht. — In Nordostdeutschland soll Berberis vulgaris wunderbarer Weise nicht ursprünglich wild sein, trotzdem sie jetzt daselbst zahlreich angetroffen wird. Noch Ende des 16. Jahrhunderts z. B. fand sie sich im nordöstlichsten Teile Deutschlands nur in Gärten vor, worauf Abromeit (122) aufmerksam macht, da Wigand sie 1583 als Gartenpflanze für das alte Herzogtum Preußen aufführt. — In Amerika ist sie gleichfalls ursprünglich nicht wild, obgleich man sie jetzt allenthalben findet. Ihre Vermehrung durch die Beeren fressenden Vögel geht eben ziemlich rasch vor sich, sobald sie überhaupt nur erst irgendwo eingeführt ist[2]).

Sie dürfte jetzt die am weitesten verbreitete Species der ganzen Familie sein.

Berberis vulgaris wächst in kälteren Klimaten am liebsten in trockenen sonnigen Wäldern, besonders an Waldrändern, wo sie heckenbildend aufzutreten vermag; gewöhnlich steht sie aber vereinzelt. Kalkboden scheint ihr nach Wittich am meisten zuzusagen; auf Sand kommt sie, wie ich constatierte, zu sehr kümmerlicher Entwickelung. Hier

---

1) Wie ich mich persönlich überzeugte, ist sie aber an der Wittig'schen Nordgrenze (Wälder um Stockholm und Upsala) noch sehr zahlreich zu finden. Freilich wird gerade in dieser Gegend die Berberitze ungewöhnlich viel in Gärten, Hecken u. s. w. angebaut. Es ist nun nicht zu entscheiden, wie viele der wildwachsenden Sträucher etwa von den cultivierten abstammen.

2) So musste schon (s. Gray [124]) 1755 ein Gesetz in Massachusets erlassen werden, die Berberitzen von 1760 an auszurotten, weil sie dem Getreide (durch die Puccinien) zu sehr schadeten!

waren die Blätter sehr klein ausgebildet, meist nur zu dreien an einem Kurztriebe, der ganze Stamm außerdem dicht mit Flechten überzogen. In wärmeren Gegenden bevorzugt sie die Gebirge bis zu einer Höhe von 4000 m und darüber[1]).

b. Die übrigen Arten von Berberis: Sectio Brachycladae.

Nachdem wir Berberis vulgaris genauer kennen gelernt haben, bleibt uns noch übrig, einen weniger ausführlichen Überblick über die übrigen Species von Berberis zu geben, die Kurztriebe besitzen. Ich will sie unter dem Sectionsnamen der »Brachycladae« zusammenfassen.

Bei der großen Anzahl von Arten würden wir, falls wir sie einzeln besprächen, nur meist in ermüdender Weise wiederholen müssen. Daher sei nur eine kurze Zusammenfassung gestattet, der »Bestimmungsschlüssel« sowie, eine Einteilung in bestimmte Tribus möge bei Usteri (121) nachgesehen werden.

Was zunächst die vegetativen Teile anlangt, so ist ihr Bauplan insoweit übereinstimmend, als alle Pflanzen Sträucher mit Lang- und Kurztrieben sind und ungeteilte Blätter besitzen, doch aber im übrigen sowohl Größe und Habitus des Strauches, als auch namentlich Ausbildung der Blätter entsprechend den verschiedenen Lebensbedingungen, unter denen die Pflanzen wachsen, starke Verschiedenheiten zeigen. So haben wir Sträucher vom Aussehen und von der Höhe unserer B. vulgaris, dabei zuweilen von stattlicher Dicke des Stammes wie B. ilicifolia Forst, von der Lechler (119) sagt, sie besitzen »truncos 6—7 pollices per diametrum latos, et 15 pedes altos .... atque ab incolis ligno alio deficiente comburitur«. — Andere Arten bleiben nur klein, fast niederliegend, die einen angepasst an schattige Wälder, die anderen xerophil. Dies wird aus ihren so verschiedenen Standorten verständlich. Haben wir doch Formen, die fast an der Antarctis wachsen, andere in den Ebenen gemäßigter oder warmer Klimate, wieder andere in unwirtlichen Berglandschaften u. s. w.

Biologisch lassen sich die Berberis-Arten unterscheiden in solche mit dicken, lederigen, immergrünen und solche mit dünneren, zu Beginn des Winters abfallenden Blättern. Zur ersten Gruppe gehören vornehmlich die Arten des chilenisch-bolivianischen Florengebietes, die aber auch bis Südbrasilien östlich, bis Feuerland südlich reichen, von bekannteren sind darunter: B. buxifolia Lam., B. empetrifolia Lam., B. corymbosa Hook. et Arn., B. congestiflora Gay, B. horrida Gay, B. ilicifolia Forst., B. laurina Billby, B. Darwinii Hook, B. Jamesoni Lindl. —, dann aber auch asiatische, vornehmlich aus dem Himalayagebiete wie B. kasgarica Rupr., B. Wallichiana DC.

1) Hooker (116) giebt fürs Himalayagebiet an: var. vulgaris 3000 m, var. aetnensis, cretica, brachybotrys bis 4000 m.

Zur zweiten Gruppe rechnen sich dagegen: B vulgaris L., B. sinensis Desf., B. canadensis Mill., B. diaphana Maxim., B. Lycium Royle, B. aetnensis Presl., B. sibirica Pale, B. asiatica Roxb., alle von der nördlichen Halbkugel stammend. — Die Arten der ersten Gruppe wachsen in einem Klima ohne allzu große Temperaturunterschiede von Sommer und Winter, die der zweiten in Gegenden, in denen die Blätter im Winter erfrieren würden.

Die Blätter sind vom mannigfaltigsten Aussehen. Wir finden alle Übergänge von ganzrandigen Formen zu solchen mit geringen Einschnitten des Randes und weiterhin zu solchen, wo auch die Kurztriebblätter den Dornen möglichst ähnlich geworden sind, wie z. B. bei einzelnen besonders starrenden Arten des Hochgebirges (B. horrida, s. anat. Beschreib. Citerne p 114). Die größten hier in Frage kommenden Veränderungen werden namentlich durch die mehr oder minder ausgeprägte Xerophilie verursacht. B. empetrifolia z. B., die an der Magelhaënstraße, in Patagonien und den Anden wächst[1]), hat durch Einrollung der langen lanzettlichen Blätter nach der Unterseite eine nadelförmige Blattgestalt erhalten. Ein weiterer Schutz ist bei dieser Art in den langen Haaren zu sehen, die aus Epidermiszellen der Unterseite hervorgehend die durch Einrollung entstandene Höhlung derart durchsetzen, dass die von den entgegengesetzten Rändern kommenden sich in der Mitte kreuzen und dann bis zur Gegenseite hinüber reichen. So ist eine gute Einrichtung zur Verhütung allzu großer Transpiration hergestellt. Bei der großen Mehrzahl der xerophilen Arten sind die Laubblätter nur sehr klein ausgebildet gegenüber den Dornen, in dessen Achsel die Kurztriebe entspringen. Wie mir die betreffenden Exemplare des Berliner Herbars zeigten, ist dies in besonders ausgeprägtem Maße bei B. Kasgarica Rupr. und B. ulicina Zadak (die 4—5000 m hoch im Him. wächst) der Fall, in geringerem bei den europäischen: B. cretica L. und aetnensis Presl.

Doch wo wir auch keinen biologischen Zweck einzusehen vermögen, ist die Form der Blätter sehr variabel. Wir können hier natürlich nicht näher auf Beschreibungen dieser Art eingehen. Sehen wir uns nur einige der Hauptformen an, hätten wir etwa ganz schmale, ganzrandige, nach der Unterseite ein wenig eingerollte bei B. stenophylla Mast.; an der Basis schmal, nach der Spitze zu breit werdend sind die Blätter von B. buxifolia Lam., breit elliptisch bei B. Wallichiana DC., verkehrt eiförmig bei vielen Formen der B. vulgaris L., fast kreisrund bei B. rotundifolia Poepp, mit keilförmiger Basis bei Formen von B. heteropoda Schrenk.

1) Über die Natur der Standorte giebt uns Lechler (119, p. 35) Auskunft: »In Terra del Fuego, praecipue in arena mobili, ad litora freti Magellanici, unde per Pampam Patagonicam usque ad terram Pehuenchorum, sub 40. gradu latitudinis meridionalis. In Cordillerarum tractu usque ad 30 lat. mer., tum vero in altitudinem 8—9000 supra mare pacificum subit. Substrat. »Granita«.

Weiterhin können die Blattzähne klein und dicht, oder tiefer und spärlicher sein, auch kann die Farbe (meist durch Wachsauflagerungen) wechseln. Während viele Blätter beiderseits ziemlich gleichgefärbt sind (B. aristata DC.), sind andere unterseits blaugrün (B. Wallichiana DC.) oder weiß (B. asiatica Roxb.), ja selbst rötlich (B. concinna Hook.). Manche Formen bekommen dunkelrote (so fr. von vulgaris L., canadensis Mill), scharlachrote (B. angulizans hort.), gelbe, panachierte etc. Blätter. Im Näheren muss auf die systematische und gärtnerische Litteratur verwiesen werden.

Der anatomische Bau bietet ebenfalls vielfache Unterschiede. So zeigen einige Arten, was bei der großen Mehrzahl niemals vorkommt, oberseits Spaltöffnungen. Es sind dies nach Köhne (99) B. aetnensis Presl, B. cretica L., B. pyrocarpa [spec. Taschkent. arb. Späth.], B. densiflora Rafin, B. macrobotrys, B. crataegina DC.[1]). — Andere Berberitzen sind wieder zu besonders ausgeprägter Papillenbildung befähigt, im Gegensatz zu der großen Mehrzahl. Schließlich bilden normaler Weise die »Umbellatae« und einige »Odontostemones« Usteri's ein besonderes »hypodermales Sklerenchym« aus — um nur die auffälligsten anatomischen Eigentümlichkeiten zu nennen.

Die meisten Berberis-Arten haben normaler Weise sitzende Blätter an ihren Kurztrieben. Einige aber, Usteri's »Heteropodae« z. B. wie auch einige andere: z. B. B. congestiflora Gay, besitzen stets einen Teil der Blätter (»bis eben so lang als die Spreite«) gestielt. Von systematischem Interesse sind alle Blattsiele insofern, als sie uns ihren Gefäßbündelring teils »offen«, teils »geschlossen« zeigen oder Übergangsformen zwischen beiden aufweisen. (Usteri hat auch dieses Merkmal für seine Sectioneneinteilung verwertet).

Näher möchte ich nach dieser gemeinsamen Besprechung der Berberis-Arten noch auf 2 Arten eingehen, die mir bei Gelegenheit der Durchsicht des Berliner, Münchner und Heidelberger Herbars als besonders verschieden in ihrem Habitus ausgebildet auffielen, je nach den Standorten, an denen sie vorkommen.

Pflanzen von Berberis sibirica Pall., die aus Turkestan, oder dem südlichen Sibirien, namentlich der Altailänder und zwar aus geringer Höhe stammten, besitzen ziemlich ungezähnte Blätter, oder wenn eine feine Zähnelung da ist, springen die Zähne nicht über 0,5 mm hervor. Die Dornen der Langtriebe sind gewöhnlich 3-, niemals mehr als 5-zählig, viele auch nur einfach, die einzelnen Teildornen 5—3 mm lang und kleiner. Die Internodien der Langtriebe sind noch verhältnismäßig lang, überschreiten jedoch $\frac{1}{2}$—1 cm Länge nicht, vielfach auch hier schon dichter auf einander folgend, und einige in größerer Höhe gesammelte Exemplare zeigen bereits Zwerg-

[1]) Die dann im Gegensatz zu der gewöhnlichen Ansicht eine gute Species darstellen würde.

form (z. B. im Berliner Herbar eine Pflanze, gesammelt »in cacumine alpis Serschenskoi«).

Von dieser eben geschilderten Form der Berberis sibirica weichen einige Pflanzen ganz ab, die in größeren Höhen oder besonders dürrem Terrain wachsen. Es kommen hier namentlich bestimmte Teile der Südseite des Altai in Frage. Um hier die »Anpassung« zu verstehen, mag es erlaubt sein, aus einem Reisebericht von Krasnow (125) eine diese Gegend charakterisierende Stelle hier herzusetzen. »Auf den südlichen Abhängen des Altai tritt nicht selten Lehmschiefer hervor, welcher von Humus nicht überdeckt, sich von der Sonne stark erhitzt, immer trocken ist und eine besondere alpine Vegetation trägt, bei der die Pflanzen dieselben Anpassungen an die äußeren Bedingungen zeigen wie die Pflanzen der trockenen Steppen: die hier vorkommenden Arten haben eine dichte Bedeckung mit weißen Haaren, schmale Blattspreite, Dornen und Stacheln«.

Unsere Form von B. sibirica nun zeigt im Gegensatz zu der oben beschriebenen scharfgezähnte Blätter, die Blattzähne 3—4 mm vorspringend, die Dornen der Langtriebe 6—7 zählig und mit 8—10 mm langen Teildornen, öfter noch dazu Blattstiele an den Articulartegmenten erhalten, so dass die Pflanze ein ungemein starrendes Aussehen bekommt.

Citerne sieht auch B. angulosa Wall., B. macrosepala Hook und B. concinna Hook. als Formen von B. sibirica an. Alle drei stammen aus dem Himalayagebiet. Namentlich B. angulosa zeigte mir in den gesehenen Exemplaren schöne Übergänge von Formen, die ganz der B. sibirica gleichen, bei denen die Kurztriebe dicht auf einander folgen und die Dornen länger als die Blätter sind, zu solchen, bei denen die Kurztriebe durch Langtriebinternodien von mehr als 2 cm getrennt sind und die Kurztriebblätter die Dornen stark an Länge übertreffen. Bei B. macrosepala und concinna ist die Anpassung an günstigere Klimate schon weiter gegangen, doch finden sich auch hier oft noch starke Anklänge an B. sibirica im Habitus, so an einem Exemplar des Berliner Herbars von B. macrosepala, gesammelt in 4000 m Höhe.

— Auch B. buxifolia Lam. besitzt neben äußerst starrenden Formen, wie sie gewöhnlich an der Magelhaënstraße und in den Anden vorkommen, andere, die mit sehr geringer Dornausbildung gar nicht starrend sind, wie z. B. ein Exemplar des Berl. Herb. gesammelt bei Minas Geraes im südlichen Brasilien[1]).

Doch sah ich ebensolche Formen auch aus den Anden und kann hier nur vermuten, da wie leider immer noch üblich, die genauere Standortsbezeichnung nicht herangeschrieben war, dass sie an »günstigeren« Orten

1) Lechler (119) giebt von B. bux. an: Frutex ramosissimus, in freto Magellanico 2—3, in ditione Valdiviae et in insula Chiloe 5—6 pedalis, in latere orientali Cordillerarum Peruviae 1-pedalis!

gewachsen sind. Dass diese Exemplare möglicherweise auch erblich so fixiert werden können, wenn sie in Cultur kommen, entnehme ich Usteri, der eine B. buxifolia nana Hort. von einer B. buxifolia macracantha Phil. unterscheidet.

Ja sogar Jugendzustände können bei unserer Species durch Cultur dauernd gemacht werden, auch hier verdanken wir Usteri den Nachweis, dass B. pygmaea Köhne nur als Jugendform von B. buxifolia aufzufassen sei.

Gehen wir nun zur Besprechung der Blütenstände über. Bei Berberis vulgaris ließen wir vorläufig die Frage offen, ob wir dieselben als »Trauben« oder wegen der Endblüte als »cymöse Inflorescenzen«, als »Pleiochasien« anzusehen hätten. Wir werden am besten eine Ansicht darüber gewinnen können, wenn wir die verschiedenen »Typen«, die in der Gattung vorkommen, nach einander besprechen.

Die einfachsten Blütenstände treten uns z. B. bei B. buxifolia entgegen, wo wir nur eine einzige Blüte haben, die, wie ich mich überzeugte, sicher terminal ist. Einen Schritt weiter führt uns dann schon B. umbellata Wall. (Schema s. Fig. 3). Im einfachsten Falle hat die Hauptachse nur 2 Seitenachsen und zwar in gleicher Höhe, dann aber kann diese Zahl überschritten werden. Dabei findet eine deutliche »Quirlbildung« statt, derart, dass immer 2 Seitenzweige ziemlich gleich hoch inseriert sind und von den nächsten durch ein viel längeres Internodium getrennt sind.

Fig. 3.

Die Quirlbildung ist dann in weit höherem Maße ausgeprägt, z. B. bei gewissen Formen von Berberis Lycium Royle (Schema s. Fig. 4), wo sie dreimalig ist, während nach oben zu allmählich die Inflorescenz in eine scheinbar traubige übergeht, die wir nur wieder der Endblüte wegen als Pleiochasium auffassen könnten.

Fällt die Quirlbildung gänzlich weg, oder ist sie nur in wenig auffallender Weise vorhanden, kommen wir zu Inflorescenzen, wie sie uns Berberis vulgaris zeigte.

Den compliciertesten Aufbau werden uns solche Berberis-Arten darbieten, die die Seitenachsen nun auch ihrerseits noch verästelt haben, wie z. B. B. aristata forma chitria DC. Der obere Teil des Blütenstandes ist wie bei B. vulgaris, die Seitenachsen tragen nur eine Blüte; im mittleren dagegen hat jede noch zwei gegenüberstehende Seitenachsen III. Ordnung; die Achsen II. Ordnung zeigen also nun ein Bild wie die I. Ordnung bei Formen von B. umbellata. Noch weiter geht schließlich die Verästelung

bei den untersten Achsen II. Ordnung, wo zu denen III. Ordnung auch noch solche IV. Ordnung treten (s. Fig. 5). Wir haben in jeder dieser also unzweifelhaft cymöse Blütenstände. Auch können wir an unserer Fig. noch

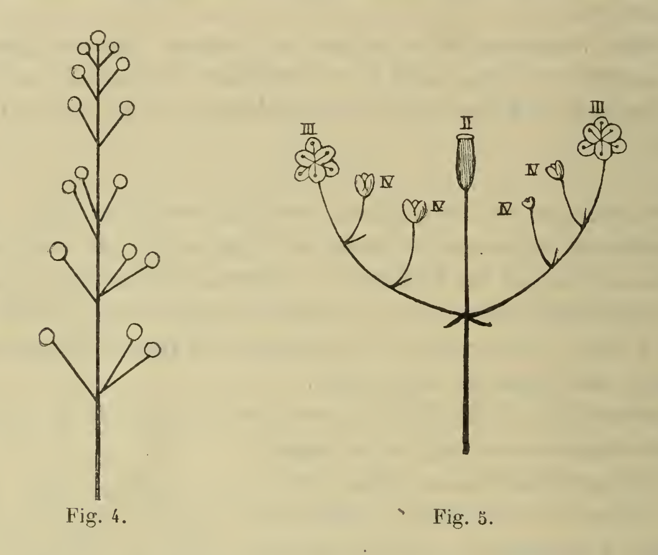


Fig. 4. Fig. 5.

bemerken, dass die Endblüte der Achse II. Ordnung bereits abgeblüht ist, während die der III. Ordnung gerade blühen und die IV. Ordnung endlich sich noch im Knospenzustande befinden.

Die Entwickelung der Blütenstände kann aber noch einen anderen Weg einschlagen, den wir, als Ausgangspunkt die einfachste Form von B.

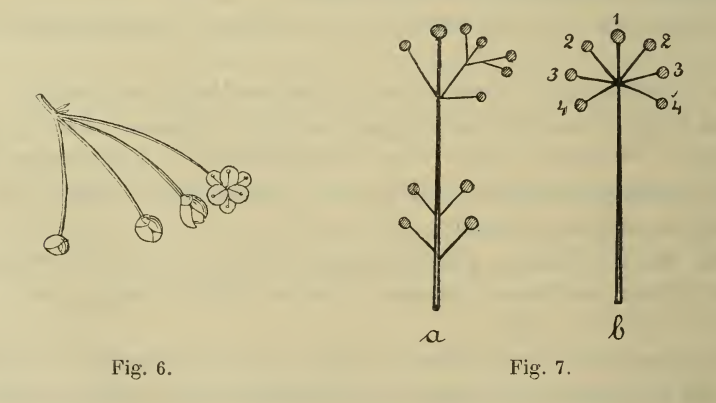


Fig. 6. Fig. 7.

umbellata nehmend, nun untersuchen wollen. Bei B. Wallichiana DC. z. B. (Fig. 6) sind mehr als zwei Achsen in gleicher Höhe inseriert, es findet also Doldenbildung statt, die wir nur wegen der oft ausgebildeten Endblüte als »Scheindolden« ansehen könnten.

So kommen wir, noch einen Schritt weitergehend, schließlich zu der

letzten Form, die uns B. congestiflora (Fig. 7) repräsentiert. Das Schema macht uns auch hier wieder den Aufbau klar. Wir sehen in a bei teilweiser Ausbildung einer traubigen Inflorescenz am oberen Teile eine deutliche Cyma und in b. haben wir sogar eine schöne Doppelschraubelbildung, die einer Dolde darum ähnlich sieht, weil die Internodien von dem Ursprunge eines Zweiges x. Ordnung bis zu dem x. + I. Ordnung sehr klein sind. Auch in der Aufblühfolge, von der Mitte nach den beiden Seiten äußert sich der cymöse Aufbau.

Bei der Besprechung der Inflorescenztypen haben wir somit einen Weg eingeschlagen, der uns den gemeinsamen Zusammenhang der einzelnen gezeigt hat. Wir haben unzweifelhaft cymöse Blütenstände kennen gelernt und solche, bei denen man zweifelhaft sein könnte, ob wir es mit botrytischen, oder mit cymösen zu thun haben. Nun lassen sich aber die betreffenden cymösen Blütenstände absolut nicht von den botrytischen ableiten, während das Umgekehrte sehr leicht ist. Ob wir solche Formen wie bei B. vulgaris als Botryen auffassen sollen, wenn, was häufig geschieht, die Endblüte verloren gegangen ist, oder nicht, ist Ansichtssache. Das teilweise Vorkommen der Endblüten spricht deutlich genug für die phylogenetische Ableitung aus der Cyma, und möchte ich, besonders wenn ich solche mit den anderen geschilderten Typen vergleiche, mit Radlkofer betonen, die Möglichkeit der Hervorbringung einer Endblüte müsse als entscheidend für den cymösen Typus angesehen werden.

Nun giebt es aber eine ganze Klasse von Berberis-Species, bei denen stets eine Endblüte fehlt, die aber nur im Laufe der phylogenetischen Entwickelung wohl verloren gegangen ist, es sind dies Usteri's Lateriflorae, von denen er B. ilicifolia Forst., B. Pearcei Phil. und B. Darwinii Hook. aufzählt.

Das Diagramm der Blüte bei den einzelnen Berberis-Arten ist im allgemeinen wie bei B. vulgaris. Zuweilen kommen mehr als 2 Sepalenkreise vor, so nach Citerne's Angaben bei B. Wallichiana 3, bei B. empetrifolia 4, bei B. aristata und quindiunensis H.B.K. 5.

Blüten mit 5 Kelch-, Kronen- und Staubblättern finden sich ebenso wie bei Berberis vulgaris ausnahmsweise, mitunter auch nicht nur als Endblüten, so beschreibt Baillon (1, p. 272) einen »pied entier de B. Darwinii Hook, dont toutes les fleurs, ou peu s'en faut, offraient cette particularité«.

Die Filamente weisen mitunter eigenartige Zähnchen auf (Usteri's Odontostemones), die wir mit Berücksichtigung der Glück'schen (35) Arbeit mit Citerne gegenüber Fedde (9, p. 47) als Stipulargebilde ansehen können.

Die Antheren öffnen sich überall mit 2 Klappen, außer bei einigen südamerikanischen (z. B. quindiunensis), wo (Calloni 29 z. B.) ursprünglich

4 Klappen angelegt werden, »nelle quali le valve laterali non solo girano dallo esterno all' interno, ma si sollevano dal basso all' alto, descrivendo un angolo di 45° ad anche di 90°«. Wir hätten hier somit gewisse Anklänge an die verwandte Familie der Lauraceen. — In der Anzahl der Samenanlagen kommen vielfach Schwankungen vor; das Genauere ist bei Citerne p. 33 zu finden.

Die Früchte endlich sind rot wie bei vulgaris oder schwarz. Nach Usteri haben wir hierin ein besonders wichtiges systematisches Unterscheidungsmerkmal zu sehen.

Berberis hat von allen Gattungen der Familie die größte geographische Verbreitung. Sie bewohnt die alte Welt von Skandinavien und Sibirien im Norden, bis nach Nordafrika, Abessinien[1]), Iran und dem ostindischen Archipel im Süden, reicht von Japan im Osten bis zum atlantischen Ocean im Westen. In zahlreichen Species findet die Gattung sich auch in Amerika, doch ist hier die Verteilung sehr ungleich. In Nordamerika ist für den Osten nur B. canadensis Mill bekannt; im Westen nach dem Index Kewensis auch nur wenige. Wenig zahlreich sind die Berberitzen auch im nördlichen Südamerika (Venezuela, Brasilien, Ecuador) mit Ausnahme von Columbia. Eine ungemein große Verbreitung finden sie dann wieder im peruvianisch-bolivianischen und namentlich dem chilenischen Andengebiet. Dass von hier aus Ausläufer nach Südbrasilien und dem Feuerland gehen, haben wir oben bereits gesehen.

An bestimmte Höhen ist Berberis nicht gebunden. Wir erwähnten schon bei B. vulgaris, dass ein und dieselbe Species je nach dem Lande und Klima sowohl in geringer Höhe über dem Meeresspiegel wie auch auf Gebirgen wachsen kann. Dies finden wir natürlich noch viel ausgeprägter bei Betrachtung der ganzen Gattung. Bis zu welchen Höhen übrigens Berberis geht, ergeben einige Angaben von Royle (bei Baillon 4) und Hooker (116): B. Lycium etwa 1000 m, B. asiatica 2000 m, B. aristata 3000 m, B. angulosa, macrosepala, concinna 4000 m, B. ulicina 5000 m.

Sehr verschieden ist auch jedes Mal die Individuenzahl, in der man die einzelnen Species anzutreffen pflegt. Während unsere einheimische B. vulgaris meist zerstreut vorkommt, giebt es andere, besonders chilenische, südsibirische oder indische Arten, die in großer Menge zusammenstehen und der ganzen Gegend ein durchaus charakteristisches Aussehen verleihen. Die beiden von uns genauer besprochenen B. buxifolia und sibirica gehören z. B. zu dieser Kategorie. Von andern chilenischen sagt Lechler (119): »ad silvarum fines et flumium ripas saepius ingentes areas tegunt«.

1) B. aristata DC. Nach Fedde (9, p. 59) haben wir sogar noch in Usambara B. Holstii Engl.

c. Berberis: Sectio Abrachycladae[1].

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal dieser relativ kleinen Gruppe von der großen der »Brachycladae« liegt darin, dass hier die Langtriebe die Blätter entwickelt haben und Dornen fehlen.

Genauere Untersuchungen konnte ich leider nicht anstellen, da mir von den beiden bekannten Arten Berberis insignis nur in einem Exemplar des Berliner und in wenigen des Münchner Herbars zu Gesicht kam, B. acuminata dagegen überhaupt fremd blieb.

B. insignis besitzt Stamminternodien, die oft besonders schön zickzackförmig ausgebildet sind, was wir auf »unterbrochene Nutation« (91) wieder zurückführen können. Die Blätter sind ungeteilt, immergrün und grob gezähnt; im Alter lederartig, in der Jugend viel dünner. Ihre Form ist meist lineal lanzettlich, ich maß die Größe an der Pflanze des Berliner Herbars auf 10—15 : $3^1/_2$—$4^1/_2$ cm, an denen des Münchner sogar z. T. auf 15 : $2^1/_2$ cm. Die einzelnen Zähne des Randes ragen bis 3 mm vor, größere und kleinere finden wir abwechselnd.

Der Blütenstand steht wohl ziemlich sicher terminal an den Kurztrieben. Absolute Sicherheit besteht dagegen noch nicht hierbei, da sich gewisse Bedenken bei dem Vergleiche mit einer bisher unbekannten sofort zu besprechenden Species ergeben. Man würde eben lebendes Material dazu nötig haben. 3—20 Blüten stehen jedesmal zusammen, eine Dolde bildend, und da wir wieder eine Endblüte haben, muss auch sie als Pleiochasium nach unseren obigen Ausführungen angesehen werden. (Weitere Merkmale von B. insignis s. bei dem Vergleiche auf p. 641[a] mit den Verwandten.)

Die Pflanze wächst im Himalaya in einer Höhe von 2—3000 m.

B. acuminata scheint B. insignis außerordentlich nahe zu stehen. Als Hauptunterschied führt Usteri an, dass die Blätter »hautartig, gesägtgezähnt« sind. Es bliebe noch zu entscheiden, ob bei der Abfassung der Diagnose von Franchet auch wirklich erwachsene Blätter vorgelegen haben, da, wie wir sahen, auch bei B. insignis die jungen Blätter nicht lederig sind. Wir finden B. acuminata in Yünnan (Südchina).

Sehr interessant war es mir nun, im Münchner Herbar eine bisher unbeschriebene Species, vom Habitus der beiden vorhergehenden, zu entdecken, die von Neger in Concepcion (Chile) gesammelt ist. Der Fund ist namentlich pflanzengeographisch sehr wichtig, da zwischen Himalaya und Chile keine weitere abrachyclade Berberis bekannt geworden ist und wir aus den spärlichen, weit zerstreut vorkommenden Resten offenbar auf

1) Der Name ist eigentlich nicht correct, da wohl Kurztriebe vorhanden sind (Inflorescenzen), diesen nur die Laubblätter fehlen. Doch habe ich den Namen beibehalten, um nicht nomenclatorische Verwirrung zu schaffen, auch nach ihm den der »Brachycladae« gebildet.

ein hohes Alter und eine ehemals reichere Entwickelung der Gruppe schließen dürfen.

Der Hauptunterschied gegen die beiden asiatischen Arten sei gleich vorweg genommen; die Blüten entspringen hier aus den unteren Niederblättern der Jahrestriebe wie bei Mahonia. Falls bei B. insignis die Inflorescenzen nicht terminal am Kurztriebe ständen und nur pseudoterminal, würde bei Auswachsen des Triebes dasselbe Verhalten wie bei der chilenischen Art vorliegen. Doch scheint mir dies überaus unwahrscheinlich und wäre man ohne Kenntnis der neuen Art überhaupt nicht auf eine solche Möglichkeit bei Anblick der Herbarpflanzen gekommen.

Ich schlage vor, die neue Species zu Ehren des Entdeckers Berberis Negeriana Tischl. zu nennen. Die Diagnose lautet:

»Frutex parce ramosus, ramis cinereis (siccis parum sulcatis). Folia sparsa, oblongo-elliptica, vel fere obovato-elliptica, acuminata, coriacea[1]), margine argute longeque dentato, subtus vix pallidiora. Racemi[2]) umbelliformes in axillis vaginarum basin innovationum tegentium, foliis subbreviores. Flores pro genere magni, lutei, longe pedicellati. Sepala externa parva, lanceolata acuta, sepala interna duplo longiora elliptica subacuta. Petala sepalis internis aequilonga, obovata, integra. Stamina filamentis tenuibus petalis sublongiora edentata. Germen ellipsoideum stilo longo, germine vix subbreviore. Ovula ad ventris basin biserialia 2—3. Bacca nigra« [3]).

Frutex usque ad 2 m altus; folia 100—50 (plerumque 90—70) mm longa, 40—20 mm (pl. 30) lata; racemi 6—8 floribus; petioli 15—20 mm longi; flores 7—10 mm longi, ca. 8 mm lati; sepala externa 2—3 cm longa, 1 mm lata; sepala interna petalaque 4—5 mm longa, 2—3 mm lata; stamina 4 mm longa; germen 5 mm longum, 3 mm latum; stilus 3—5 mm longus.

Habit. in Chile: Concepcion sub 37 gradulat. mer. Floret in mensibus Sept. et Oct. leg. F. W. Neger.

Anatomisch wäre hervorzuheben, dass der Gefäßbündelring im Blattstiele offen, hypodermales Sklerenchym unter der oberen Blattepidermis vorhanden ist und Spaltöffnungen oberseits fehlen. In allen diesen Merkmalen verhält sich B. Negeriana daher wie B. insignis und acuminata[4]).

Es dürfte nicht unerwünscht sein, die wichtigsten Verschiedenheiten der 3 abrachycladen Berberis-Species zusammenzustellen.

1) In der Jugend dünn.

2) d. h. wieder traubenähnliches Cyma.

3) Reife Beeren waren an dem Neger'schen Exemplar nicht daran, nur mit gewisser Wahrscheinlichkeit bezeichne ich sie als schwarz.

4) Bei letzterer hat Citerne kein hypodermales Sklerenchym gesehen.

	B. insignis[1]).	B. acuminata[2]).	B. Negeriana.
Größe d. Blätter:	mm: 150—100: 45—25.	180—100:25—12.	100—50:40—20.
Form der Blätter:	elliptisch oder lineal-lanzettlich.	sehr lanzettlich.	oblong-elliptisch bis obovat-elliptisch.
Consistenz d. Blätter:	alte lederig, junge dünner.	hautartig.	alte lederig, junge hautartig.
Blattrand:	grob gezähnt, Blattzähne lang.	gesägt-gezähnt, Blattzähne kurz.	grob gezähnt, Blattz. lang.
Inflorescenz:	axillär hervorgehend aus den oberen Laubblättern der Jahrestriebe, Scheindolden 3—20 Blüten.	Scheindolden 8—15 Blüten.	aus den unteren Niederbl., Scheintrauben, nach der Spitze doldenartig, 6—8 Blüten.
Blütenstiele:	5—10 mm lang.	20—30 mm lang.	15—20 mm lang.
Petala:	zweispaltig.	ganzrandig.	ganzrandig.
Narbe:	sitzend.	?	nicht sitzend, Griffel 3—5 mm lang.
Standort:	Himalaya-Gebiet, ca. 30° n. Br.	Yünnan (Südchina) 25° n. Br.	Concepcion 37° s. Br.

2. Mahonia.

Wir können uns bei der Gattung im ganzen ziemlich kurz fassen, da sie biologisch kaum von Berberis abweicht und auch morphologisch außer ihrem Habitus in den meisten Dingen mit letzterer übereinstimmt[3]). Der Hauptunterschied beider Gattungen liegt in der Ausbildung des oberirdischen Stammes, während sich die unterirdischen Organe: Wurzeln und Wurzelbrut enge an Berberis anschließen. Nur finden wir hier bei einer Reihe von Arten (namentlich ist Mahonia repens Don von diesen näher bekannt) auch kriechende Stämme, die als Verzweigungen der Hauptachse anzusehen sind. Diese können zuweilen etwas unter der Erdoberfläche verlaufen und so den Ausläufern aus Wurzelbrut sehr ähnlich sehen.

Der oberirdische Stamm, der übrigens seine Gefäßbündel wieder in einem Kreise anordnet, besitzt bei Mahonia bekanntlich nur Langtriebe mit durchgängig gefiederten Blättern.

Mahonia japonica DC. und M. Fortunei (Lindl.) Fedde machen davon eine Ausnahme, da hier 2 deutliche Kreise vorhanden sind. Diese Thatsache wird besonders interessant bei Vergleichung mit den anderen Gattungen der von uns zu besprechenden Familie.

1) Nach Hooker, The flora of british India Vol. I. London 1875.

2) Nach Franchet, Plantae Yunnanenses a cl. J. M. Delavay collectas enumerat novasque describit. Bull. de la Soc. bot. de Fr. 33. 1886.

3) Eine ausführliche Monographie der ganzen Gattung verdanken wir Fedde, der auch einen morphologischen und anatomischen allgemeinen Teil vor seinem systematischen giebt.

a. Mahonia Aquifolium Nutt.

Interessant ist gleich die Keimungsgeschichte (Litteratur bei Fedde). Meine Culturen ergaben Übereinstimmung mit den auch bisher bekannten Thatsachen. Das Wichtigste ist das, dass die auf die beiden fleischigen Cotyledonen[1]) folgenden Blätter lange Stiele und nur eine ungeteilte articulierte Spreite haben. Sie stimmen somit vollkommen mit den Primärblättern von Berberis überein. Auch sind hier schon rudimentäre laterale Stipulae zu erkennen. Die nächsten Blätter zeigen dann allmähliche Übergangsstufen zwischen den Primär- und den Fiederblättern der Art, dass zunächst auf einige gänzlich ungeteilte wechselnder Form ein Blatt mit 2 Fiedern folgt, weiterhin eins mit 3. Die folgenden sind dann 1—2-paarig gefiedert u. s. f., bis die Blattform der ausgewachsenen Pflanze erreicht ist. — (Lubbock [41] giebt auf p. 112 eine ausführliche Beschreibung der aufeinander folgenden Blätter)[2]).

Die Besprechung der erwachsenen Pflanzen wollen wir, da wir den groben morphologischen Aufbau bereits anticipiert haben, bei den Winterknospen beginnen. Wir haben sie auch hier als Endknospen der Langtriebe und zudem von stattlicher Größe als »Reserveknospen« in den Achseln aller Blätter. Zu einer Zeit, in der bei der Terminalknospe die Fiederung der Blätter sowie die Blütenorgane in ihren äußeren Umrissen bereits vorhanden waren, zeigten die kleinen achselständigen Knospen der unteren Laubblätter nichts außer dem halbkugeligen Vegetationspunkt und wenigen Blattanlagen. Bei den ältesten von ihnen traten schwache Einschnitte am Rande auf, die spätere Fiederung andeutend. Wir können an ihnen gut die Blattentwickelung kennen lernen, die von unten nach oben nach Prantl's (47) racemös eocladem Typus vor sich geht. Schon Al. Bbaun (5) bemerkt dazu 1851, dass man bei den Mahonia-Blättern die unteren Fiedern bereits ausgebreitet, grün und lederartig sehen kann, wenn die oberen noch fast um die Hälfte kleiner, halb zusammengefaltet, rötlich und weich sind. — Jedes Teilblättchen entwickelt sich umgekehrt wie das Gesamtblatt: von oben nach unten[3]).

Die Tegmente der Winterknospen sind zum Unterschiede von Berberis reine Vaginaltegmente, nie articular wie dort. Übergangsblätter

1) Lubbock (11) giebt an, dass mitunter 3 Cotyledonen vorhanden sind.

2) Einen anderen Typus sah ich bei einer Keimpflanze, die als Mahonia nepalensis DC. bezeichnet war, aus dem Münchener Herbar (Münch. bot. Garten 1834). Auf einige langgestielte Blätter mit ca. 20 mm langen Stielen folgten einige sitzende, tief gebuchtete mit stark verdicktem Rande, von den äußeren weit überragt. Fiederung war an ihnen noch nicht vorhanden. Diese dürften sich allmählich aus den Einbuchtungen heraus entwickeln.

3) Dass wir auf eine derartige Entwickelung, die sich in einen Gegensatz zu Berberis stellt, nicht allzu viel systematisches Gewicht legen dürfen, zeigt Mahonia Fortunei, da nach Citerne hier dieselbe gerade umgekehrt erfolgt.

zwischen ihnen und Laubblättern sind gleichfalls vorhanden, doch war jedesmal nur eine ungeteilte rudimentäre Spreite; verkümmerte Fiederblättchen habe ich wie FEDDE entgegen CITERNE's Angaben nie gesehen.

Stipularbildungen sind sowohl an Bracteen wie an Laubblättern gut ausgebildet; sie ziehen sich wie bei Berberis als häutiger Saum an beiden Seiten der Vagina entlang, in je ein kleines Spitzchen endend. Könnten wir sie wieder als Stipulae laterales im Sinne GLÜCK's auffassen, so treten doch auch teilweise Verwachsungen ein, in denen wir zum mindesten Übergänge zu den »Stipulae adnatae« zu sehen haben.

Die Laubblätter, die ihre Fiederblattpaare alle nach oben gerichtet haben, liegen derart in der Knospe, dass einmal das ganze Blatt in der Mitte gefaltet ist, außerdem aber auch die einzelnen Fiederblätter eine gleiche Faltung aufweisen. Die Entfaltung geschieht erst nach Sprengung der Knospenhüllen. Diese erfolgt nie im Jahre ihrer Anlage wie bei den Axillarknospen von Berberis. Hier sind ja bereits genügend Assimilationsorgane vorhanden, und ist eine derartige Anticipation nicht nötig. — Wie HINZE(72 richtig beschreibt, biegen sich bei der Blattentfaltung die Fiedern zuerst ab und öffnen sich dabei bis zur »Kahnförmigkeit«. Darauf entfernt sich der Kiel etwas nach außen, die Fiedern erreichen dabei ihre endgültige Stellung und breiten sich dann aus. Die Spitze der Spreite neigt sich nun im Bogen nach unten, um sich allmählich centrifugal wieder aufzurichten.

Die Laubblätter sind wie die Knospenschuppen in $^2/_5$ Stellung am Stamme orientiert, doch fand ich häufig, besonders bei schwachen Exemplaren auch $^1/_3$ Spirale. Jeder Abschnitt des gefiederten Blattes ist am Grunde articuliert. Wir können somit das ganze Blatt von Berberis mit der Endfieder von Mahonia vergleichen und es uns durch Reduction der Seitenfiedern aus demselben ableiten[1]).

Die Scheide des Blattes ist ziemlich stark gekrümmt; ja die Krümmung kann so stark sein, dass ein Querschnitt durch dieselbe die beiden Hälften um einen Winkel von 60° divergierend zeigt.

Ein ausgewachsenes Laubblatt zeigt uns normal 2—3 Blattpaare und ein unpaares Endblättchen. Letzteres ist meist etwas größer als ersteres, so in einem beliebig herausgegriffenen Falle 7:4 cm gegenüber 6:3—3 $^1/_2$ cm Größe. Das unterste Paar zeigt bisweilen eine etwas andere Form als die oberen, auch ist es meist etwas weiter von dem nächstoberen entfernt als die übrigen von einander. — Eine leichte Asymmetrie ist bei allen paarigen Fiedern vorhanden, und zwar ist die untere Hälfte die größere.

Nicht selten gelangen einige dieser Blättchen nicht zur Entwickelung. Dieses Schicksal kann auch entweder die Endfieder treffen, so dass das Blatt paarig wird, oder eines des obersten Fiederblattpaares. In diesem

---

1) Damit würde allerdings nicht übereinstimmen, dass die »Primärblätter« von Mahonia ungeteilt sind.

Falle pflegt sich das unpaare Blatt ein wenig nach der Seite zu neigen, an der ein Blättchen fehlt, so dass sich verschiedene Ausbildungen »scheinbar« paariger Blätter finden.

Jedes Fiederblatt hat einen dicken, nach unten ziemlich weit vorspringenden Hauptnerv (so bei einem älteren Blatte von der Dicke 0,41 mm war der Nerv am Grunde 1,5, etwas weiter in der Mitte 0,9 mm dick). An ihm sitzen alternierend die Seitennerven, bereits an der Basis anfangend.

Die jungen Blättchen sind von frischgrüner Farbe, an Dicke etwa gleich denen von Berberis vulgaris, so kurz nach ihrer völligen Entfaltung 0,21—0,23 mm, in älteren Stadien 0,27, in ganz alten von in der Sonne gewachsenen bis 0,41. Blohm (62) giebt nur eine allgemeine Dicke: 0,25 mm, Stahl (89) für Schattenblätter 0,35 mm, für Sonnenblätter dagegen 0,5 mm.

Die alten Blätter unterscheiden sich außer durch ihre Dicke auch durch die Farbe von den jüngeren. Sie sind dunkel und schön glänzend; ihr Rand ist meist sehr wellig verbogen. Ihr Absterben beginnt bereits im Frühling[1]), doch erhält sich die große Mehrzahl bis in den Sommer hinein, da die neuen Blätter ja erst ziemlich spät austreiben.

Die Epidermiszellen sind stark verdickt, eine »Randleiste«, die wie bei vielen Berberis-Arten in Stacheln ausgeht, dient gleichfalls mechanischen Zwecken. Die Gefäßbündel in den Nerven[2]) sind von oft mächtigen Sklerenchymringen umgeben, die aber meist nicht bis an die untere Epidermis reichen, während sie die obere berühren. — Die wesentlichste mechanische Verschiedenheit von Berberis vulgaris liegt also in der starken Verdickung der Epidermiszellen; diese lässt das ganze Blatt besonders fest und starr erscheinen.

Die Blätter sind von Wasser benetzbar. Auch Darwin (65) macht darauf aufmerksam, dass »no bloom on either surface« ist.

Die Spaltöffnungen liegen auch hier nur auf der Unterseite. Sie sind mehr als doppelt so zahlreich wie bei Berberis vulgaris, denn ich zählte auf 1 qmm 250—300!

Eigenartig ist sodann noch die oft auftretende Rotfärbung der Mahonien-Blätter in Herbst und Winter. Es wäre hier außer den schon mehrmals angeführten Angaben (18, 74, 90) vor allem an Overton's (83) Untersuchungen zu denken. Leider habe ich es unterlassen, näheres zu ermitteln[3]).

Eine große Menge von »Varietäten«, die sich wohl nur durch ihre Blattform unterscheiden, findet sich bei Fedde (9 p. 86) aufgezählt.

Die in $^2/_5$ Sp. gebauten Inflorescenzen gehen aus den untersten Niederblättern der Terminalknospe oder der in den obersten Laubblättern

---

1) Über ihre Winterhärte vergl. Fedde p. 86.

2) Im Mittelnerv liegen sie in ziemlich großer, aber wechselnder Anzahl, etwa 5—7.

3) In einer vor kurzer Zeit erschienenen Arbeit von Simon (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1902) wird z. B. auf den starken Glucosegehalt immergrüner Blätter im Winter hingewiesen.

stehenden Achselknospen hervor. Hierin läge, wenn wir B. Negeriana nicht kennten, ein fundamentaler Unterschied gegenüber Berberis, wo sie axillär in den obersten Laubblättern stehen. (Dass bei den Arten der Sectio: Brachycladae dazwischen noch Laubblätter folgen, hat die klare Erkenntnis dieses so deutlichen Gegensatzes zwischen Berberis und Mahonia bisher verhindert). Das Austreiben der Blütenstände geht schon recht zeitig im Frühjahr vor sich, in Heidelberg Ende März oder Anfang April[1]). Die Vorblätter fehlen den Inflorescenzen. Diese müssen hier als »Trauben« aufgefasst werden, da durchgängig die Endblüten fehlen. Dadurch schließt sich Mahonia an die »Latifloren« Berberis-Arten an und können wir uns auch hier die Botryen aus Pleiochasien abgeleitet denken, denn die Achsen II. Ordnung enden meist cymös wie so oft bei Berberis. — Es sind stets 3 Kreise Sepalen vorhanden, die Zahl und Nervatur der Blumenblätter ist wie bei Berberis. Die Stamina sind gewöhnlich auch in 6-Zahl, nur Fermont (cit. n. Penzig 21 p. 112) hat das Vorkommen von 7—10 durch Dédoublement entstandenen beobachtet. Die Filamente haben hier stets 2 Stipularzähne. — Im übrigen dürften sich weder blüten-morphologische, noch-biologische Unterschiede gegenüber Berberis ergeben.

Die Beerenfrucht ist bei der Reife dunkelschwarz mit bläulichem Wachsbelage; sie enthält 4—6 Samen. Die Lage der Embryos ist wie bei Berberis. Nach Lubbock (41 p. 111) kommt zuweilen Polyembryonie vor.

Mahonia Aquifolium enthält neben Berberin auch Oxyacanthin und Mahonin, nach einer Angabe Erréras[2]) sollen die jungen Blätter und Blüten auch Glycogen besitzen.

Sie wächst im pacifischen Nordamerika auf feuchtem, fruchtbarem Boden, aber auch noch in 3000 m Höhe in Colorado, wo sie (Rothrock cit. n. Fedde) »einen hervorragenden Bestandteil der offenen Gehölze« bildet. Ihr Volksname ist »Oregongrape« oder »Mountaingrape«.

b. Die übrigen Arten von Mahonia.

Es soll hier nur eine kurze Zusammenfassung des für unsere Zwecke wichtigen versucht werden. Alles Nähere findet sich in der ausführlichen Monographie von Fedde (9).

Die Gattung zeigt nicht so große Differenzen in der Ausbildung der einzelnen Teile wie Berberis. Es mag das damit zusammenhängen, dass Mahonia ein im ganzen einheitlicheres Gebiet bewohnt als jene. Namentlich die Form der Blätter und Blütenstände ist hier zu besprechen.

Bei der Blattausbildung finden wir in erster Linie Verschiedenheiten in der Zahl der Fiederblattpaare bei den einzelnen Species. Am meisten

1) Mahonia japonica hatte in dem so milden Winter 1901/2 bereits im December zu blühen begonnen.

2) L'épiplasma des ascomycètes et le glycogàne des végétaux. Bot. C. Bd. 12.

besitzt wohl M. nepalensis DC., nämlich bis 12, auch M. paniculata Oerst. mit ihren oft 7 Paaren ist noch ziemlich reich gefiedert. Das Blatt war noch immer 44 cm lang (gegenüber einer Länge von ca. 20 cm bei M. Aquifolium). Hier sah ich auch die einzelnen Blättchen gestielt, was im allgemeinen bei den Mahonien nicht vorkommt. — Die wenigsten Fiederblattpaare zählt Fedde's Gruppe der »Horridae«, von denen z. B. M. trifoliolata (Moric.) Fedde, wie schon der Name besagt, stets nur eines und außerdem eine Endfieder besitzt.

Die Form der Teilblättchen ist ziemlich variabel. Fedde giebt gute Abbildungen der wichtigsten Typen.

In der mechanischen Ausbildung der einzelnen Blättchen zeigen sich auch Verschiedenheiten, die aber nie so weit gehen wie bei Berberis.

Von dem allgemeinen bei M. Aquifolium geschilderten Typus weichen am meisten die »Longibracteatae« Feddes ab, bei denen an den Blättern eine subepidermale Sklerenchymschicht ausgebildet ist, außerdem die Schwammparenchymzellen verdickte Wände besitzen. Die Blätter bekommen daher hier eine besondere Starrheit. — Zu dieser Gruppe gehört z. B. die allbekannte M. japonica. — Ferner wäre noch daran zu erinnern, dass bei einigen Species Papillen und zwar besonders auf der Unterseite auftreten können.

Auch die Blütenstände schließen sich mehr oder weniger an die von M. Aquifolium an. Die kleinsten und lockersten hat Fedde's Gruppe der »Horridae«. M. Fremontii (Torr.) Fedde zeigte nur eine Traube von 4 cm Länge; die Internodien sind von wechselnder Länge, 10, 3, 9, 2, $^1/_2$, $5^1/_2$ mm. Gestauchte, dicht- und vielblütige Trauben haben dann die »Aquifoliatae«, die reichsten und größten dagegen die »Longibracteatae«. Ein Exemplar von M. nepalensis zeigte mir 30—44 cm lange Blütenstände, die Internodien am Grunde ein wenig weiter 10, 9, 10. 10, 14 mm, nach der Spitze zu stets einige ganz verkürzt, dann wieder eins verlängert, so dass auch hier die bei Berberis so häufige Erscheinung der Quirlbildung auftritt.

Nur eine Gruppe weicht etwas stärker von den übrigen ab, das ist die der »Paniculatae«. Hier schließt sich der Blütenstand enge an den von B. aristata an, unterschieden nur durch das Fehlen der Endblüte. Die Seitenachsen enden aber wieder in schön ausgeprägten Cymen. Die Blütenstände sind außerdem von beträchtlicher Länge, so fand ich Exemplare von M. paniculata Oerst. bis 27 cm, von M. pallida (Hartw.) Fedde bis 40 cm lang. Häufig ist auch hier »Quirl«bildung zu beobachten. In einem Falle folgten z. B. bei M. paniculata zwei Seitenachsen dicht aufeinander, darauf ein 4 cm langes Internodium, weiterhin kamen wieder vier in ungefähr gleicher Höhe inserierte und ein 3,5 cm langes Internodium.

Von sonstigen Verschiedenheiten der Mahonien unter einander wäre

vielleicht noch zu erwähnen, dass bei den »Longibracteatae« — daher auch der Name —, abweichend von allen übrigen, die Tragblätter der Inflorescenzen sehr entwickelt, lang zugespitzt, spelzenartig sind und dass bei derselben Gruppe und bei den »Horridae«, soweit die Species darauf hin untersucht sind, die Knospenlage der Laubblätter insofern eine andere ist, als hier eine Faltung der Blättchen vom Rücken her nicht eintritt.

Endlich ist auf die Vorblätter der Blüten aufmerksam zu machen (Fedde p. 42), die teils vorhanden sind, teils fehlen. In ersterem Falle kann ihre Stellung am Blütenstiel sehr wechselnd sein.

Die von Fedde aufgestellten 4 Gruppen der Aquifoliatae, Horridae, Paniculatae und Longibracteatae sind auch geographisch (s. Fedde 9 u. 123) wenigstens in soweit getrennt, als die drei ersten nur in Amerika und zwar im pacifischen Gebiet von der Insel Vancouver unter 50° n. Br. bis Costa Rica unter 10° n. Br. vorkommen, die Longibracteatae mit einer einzigen Ausnahme (der M. nervosa [Pursh] Nutt) in China, Tibet, dem Himalaya und dem indischen Archipel heimisch sind.

Mahonia wächst überall nur in temperierten Klimaten, steigt daher in der Nähe des Äquators auf die Gebirge auf. (So wächst M. Schiedeana [Schld.] Fedde in Höhe von 3400 m, M. paniculata von 2500 m, M. nepalensis von 2000 m.)

Auch fossil sind einzelne Mahonia-Blätter gefunden worden und zwar vom oberen Oligocän bis oberen Miocän (s. 25) in Europa: Böhmen, Italien, Südfrankreich. Demnach scheint Mahonia im Tertiär eine viel weitere Verbreitung als heutzutage gehabt zu haben.

3. Bastarde zwischen Berberis und Mahonia.

Berberis Neuberti Ch. Lem. wird allgemein als Bastard zwischen Berberis vulgaris und Mahonia Aquifolium angesehen.

Der Habitus der Pflanze ist genau der von Berberis, d. h. wir haben einen Strauch mit Lang- und Kurztrieben vor uns. Aber gleich bei der näheren Betrachtung der ersteren hört die Ähnlichkeit auf.

An den in der zweiten Hälfte des Sommers neu auswachsenden Langtrieben kann man leicht sehen, dass die Blätter etwas Mahonia-Ähnliches an sich haben. Die untersten hatten, um ein Beispiel zu wählen, eine Größe von 50:35, 76:40, 80:38 mm, ihre Blattstiele maßen 0, 6, 15 mm. Eine Fiederung tritt aber nicht an ihnen auf. Ebenso sehen die nun noch folgenden Blätter im allgemeinen aus, nur der Blattrand verändert sich etwas, je weiter sie nach dem Ende des Langtriebes zu stehen. Während er an den unteren einfach, unregelmäßig gezähnt ist und die niemals länger als 2 mm werdenden Zähne sich dicht auf einander folgen, beginnen bei den oberen Einbuchtungen aufzutreten, auch haben die viel weniger dicht

stehenden Zähnchen eine größere Länge (4 mm). Eine gewisse Hinneigung zu einer »Reduction des Assimilationsparenchyms« ist damit wohl angedeutet.

Die Dicke (0,36 mm) und lederige Beschaffenheit dieser Blätter erinnert mehr an die von Mahonia als von Berberis.

Die Blätter der Langtriebe fallen Ende des Winters oder im ersten Frühling ab, aus ihren Achselknospen wachsen nun die Kurztriebe aus. Wir sehen zuerst einige Vaginaltegmente und dann außen langgestielte[1], innen sitzende Laubblätter. Ihre Stellung ist $^2/_5$ Spirale, seltener, wesentlich nur bei den inneren $^1/_3$; ihre Größe maß ich durchschnittlich auf 27:20 mm; ihre Dicke ist wie bei Berberis. Sie halten sehr lange im Winter aus, dürfen aber doch nicht als immergrün bezeichnet werden. Blüten treten niemals an B. Neuberti auf (s. auch Clos 64). Häufig haben wir Rückschläge an der Pflanze zu Berberis, niemals zu Mahonia. Die an Berberis Neuberti stehenden Berberis vulgaris-Langtriebe blühen oft sehr reich.

Berberis ilicifolia Hort. (nicht zu verwechseln mit der uns schon bekannten B. ilicifolia Forst., die zu den »latifloren« Berberis-Arten gehört) ist auch als Bastard zwischen Berberis vulgaris und Mahonia Aquifolium aufzufassen. Sie nähert sich der Mahonia aber mehr als B. Neuberti.

Die zur selben Zeit etwa wie bei Berberis Neuberti auswachsenden Langtriebe sind ähnlich wie dort. Ihnen verdankt die Pflanze ihren Namen »ilicifolia«. Die Blätter sind sitzend und erinnern mit ihrem eingeschnittenen gewellten Rande im Habitus sehr an die von Ilex Aquifolium L. Bei B. Neuberti waren sie stets einfach, hier sind sie dagegen entweder 3-teilig (eins der paarigen Blätter kann dabei auch fehlen), 3-lappig oder auch ganz einfach. Eine feste Reihenfolge zwischen diesen 3 Formen findet sich aber nicht vor. Falls die Blätter gefiedert oder gelappt sind, ist das obere Fiederblatt, resp. der obere Lappen viel größer als die beiden seitlichen. So bei einem Beispiel: Endfieder 55:35 cm groß, Seitenfiedern nur 35:20 mm. In einem noch charakteristischeren Falle war die Breite des unpaaren Blattes 25 mm, die des paarigen 10 mm; sie verhielten sich also wie 5:2.

Die Blätter sind immer stark gewellt und gekrümmt; die Blattspitze ist daher meist nach abwärts geneigt. Wie stark die Krümmung zuweilen ist, mag ein Fall zeigen, in dem bei einem gewaltsam ausgestreckten Blatte die Entfernung von der Basis bis zur Spitze 65 mm maß, während sie in natürlicher Lage nur 51 mm betrug. Um 14 mm, d. h. um 21,5 %, steht also die wirkliche Entfernung zwischen Basis und Spitze hinter der bei vollkommener Ausstreckung gefundenen zurück. — Die Dicke dieser Blätter beträgt etwa 0,35 mm.

---

1) So maßen einige Stiele 11, 9, 11 mm, die dazu gehörenden Laminae 20, 17, 23 mm.

Die Langtriebblätter halten sich länger als die gleichen bei Berberis Neuberti, fallen aber im Laufe des Frühjahrs auch stets ab. Aus ihren Achselknospen beginnen darauf wie dort die Kurztriebe auszuwachsen, deren Blätter, zu 3—5 zusammensitzend, langgestielt sind. Die Länge der Lamina maß ich zu 40—60 mm; dieselbe ist 3-zählig oder mit Unterdrückung des einen paarigen Blättchens nur 2-zählig. Ihre Consistenz ist lederartig, die durchschnittliche Dicke übersteigt aber auch in ausgewachsenem Zustand nicht 0,25 mm. Die Winterknospen zu Ende des Kurztriebes sind wie bei B. Neuberti natürlich von Articulartegmenten bedeckt. Da die Blätter z. T. langgestielt waren, bleibt überall der Stiel an der Spitze der Knospenschuppen sitzen.

Zur Blütenbildung ist B. ilicifolia ebensowenig im Stande wie B. Neuberti.

Nachdem wir so die beiden Gattungen Berberis und Mahonia genügend kennen gelernt haben, hätten wir noch mit ein paar Worten darauf einzugehen, ob eine Trennung in 2 Gattungen sich wirklich begründen lässt. Man ist darüber sehr verschiedener Ansicht gewesen, und die beiden Forscher, die sich in neuester Zeit systematisch am meisten mit ihnen beschäftigt haben — Usteri und Fedde — vertreten gerade entgegengesetzte Meinungen, da ersterer Mahonia nur als Section von Berberis ansieht. Es würde zu weit führen, all die verschiedenen Merkmale aufzuzählen, die man zur Trennung der Gattungen hervorgeholt hat; bei Fedde findet sich eine genaue Zusammenstellung (p. 66—67). Wir wollen nur Folgendes hervorheben:

1) Die Langtriebe tragen bei Berberis (ausgenommen Sectio: Abrachycladae) Dornen, bei Mahonia Blätter.
2) Die Kurztriebe besitzen bei Berberis (ausgenommen wieder Sectio: Abrachycladae) Blätter und Blüten, bei Mahonia nur Blüten.
3) Die Blätter von Berberis sind ungefiedert, die von Mahonia gefiedert.
4) Die blütentragenden Kurztriebe entspringen bei Berberis aus der Achsel der oberen Langtriebblätter resp. Dornen, bei Mahonia und Berberis Negeriana aus der der unteren Niederblätter (s. Schema, Fig. 8).

Fig. 8.

Durchgehend ist also zwischen Berberis und Mahonia nur das unter 3 aufgeführte Merkmal, während in den 3 anderen bei den Abrachycladen Berberis Übergänge zu Mahonia zu finden sind. Es ließe sich darnach diese Gattung sehr gut als Sectio von Berberis nehmen. Wir hätten in diesem Falle:

Sectio A. Brachycladac (Euberberis). Kurztriebe mit Laubblättern. Inflorescenzen aus den Achseln der oberen Laubblätter. Blätter ungefiedert.

Sectio B. Brachycladae. a. Insignes. Kurztriebe ohne Laubblätter. Inflorescenzen aus den Achseln der oberen Laubblätter. Blätter ungefiedert.

b. Negerianae. Kurztriebe ohne Laubblätter. Inflorescenzen aus den Achseln der unteren Niederblätter. Blätter ungefiedert.

Sectio C. Mahonia. Kurztriebe ohne Laubblätter. Inflorescenzen aus den Achseln der unteren Niederblätter. Blätter gefiedert.

Doch ziehe ich es, wie auch Fedde, aus Zweckmäßigkeitsgründen vor, die letzte Section als eigene Gattung hinzustellen. Consequenter Weise müssten wir dann auch die Insignes und Negerianae als Gattungstypen betrachten; da wir diese aber erst sehr wenig kennen, ist wohl noch kein Bedürfnis vorhanden, neue Namen zu schaffen. B. Negeriana möchte ich endlich deshalb nicht zu Mahonia nehmen trotz des gleichen Aufbaues, da sie, wie wir sahen, sich anatomisch wie auch geographisch näher an Berberis anschließt, und die Gattung Berberis überhaupt viel weniger constante Merkmale aufweist als Mahonia.

Praktische Rücksichten dürften hier allein entscheiden, nachdem über die Sachlage selbst wohl Einigkeit herrschen wird.

4. Epimedium.

a. Epimedium alpinum L.

Die Keimungsgeschichte anzugeben, ist mir leider nicht möglich, da reife Samen trotz mehrfacher Umfragen nicht erhältlich waren. Auch bei Citerne fehlt eine Beschreibung der Keimung.

Interessant wäre, aus systematischen Gründen, festzustellen, ob die Primärblätter gleich wie die folgenden gebildet sind oder ob einfachere Formen wie bei Berberis und Mahonia auftreten.

Besprechen wir nun gleich die erwachsene Pflanze:

Epimedium alpinum ist ein niedriges ausdauerndes Gewächs, dessen oberirdische Teile alljährlich absterben.

Im wesentlichen verbreitet es sich durch die ausläuferartigen Rhizome, die von Nilsson (81) zu seinen »egentliga fjälliga rhizomer« gerechnet werden, also ähnlich sind den Rhizomen der bei uns allverbreiteten Anemone-Arten. Die Internodien sind verhältnismäßig lang, so bei einem willkürlich herausgegriffenen Beispiel 9, 10, 14, 13 cm hinter einander. Da die Rhizome sich leicht verästeln, überzieht die Pflanze sehr bald ein großes Gebiet. Wydler (55) macht darauf aufmerksam, dass der oberste Seitenspross zum

Hauptspross in einem gesetzmäßigen Verhältnis steht; er ist nämlich antidrom. Doch erwähnt er selbst einen Fall (p. 555), bei dem sich Homodromie zeigte. Diese normal vorkommende Antidromie tritt auch bei mehreren Seitensprossen auf, wenn sie ungefähr gleich stark sind, und sah ich Rhizome, bei denen die Homodromie unter einander sich auf 5 solcher Verzweigungen bezog:

Die Rhizome sind mit Bracteen in $^2/_5$ Stellung besetzt. Im Inneren sehen wir zu allen Jahreszeiten reichliche Stärkeansammlung. Der Durchmesser beträgt etwa 3 mm, davon fällt auf das Parenchym zu beiden Seiten 0,4 mm, auf den vom Gefäßbündelring begrenzten Teil 2,2 mm oder 73,3 % des Gesamtdurchmessers (in einem anderen Falle selbst 66,6 % oder genau $^2/_3$)[1]. — Mechanischen Zwecken dienen außer dem starkentwickelten Gefäßbündelteil noch einige verdickte Zellen, die, wenige Zellschichten unter der Epidermis liegend, den im oberirdischen Stamm auftretenden Sklerenchymring vertreten. — Die Korkbildung erfolgt wie im Stamme von Berberis sehr tief; innerhalb der eben erwähnten sklerenchymatischen Partien.

Das mechanische Gewebe lässt die Rhizome nicht nur auf Zugfestigkeit angepasst erscheinen, welche im allgemeinen unterirdischen Organen allein zukommt. Das hängt jedenfalls mit der flachen Lage des Rhizoms zusammen, die, wie Schwendener (37) bemerkt, in solchem Falle an den Biegungen des Stengels mehr oder weniger teilnehmen müssen. Eine tiefe Lage ist für Epimedium nicht günstig, bei Tiefsetzung erfolgt stets eine energische Krümmung der wachsenden Teile nach oben.

Die an den Rhizomenden sitzenden Winterknospen vertrockneten stets, wenn ich frühzeitig das Rhizom nur etwa 4—5 cm aus dem Boden hervorragen ließ. Erfolgte dies aber est kurz vor dem Austreiben, oder kam nur ein kleineres Stück des Rhizoms ans Tageslicht, so trat nie eine Schädigung der Knospen ein.

Dem Rhizom entspringen zahlreiche Wurzeln und zwar meist unterhalb eines Niederblattes. Die Reihenfolge, in der sie angelegt werden, ist keine geregelte; neue erscheinen zwischen alten, zuweilen sah ich erstere, welche an ihrer rein weißen Farbe leicht kenntlich sind, fast nur am hintersten Ende des Rhizoms.

Einige Wurzeln wachsen stets nach oben zu, andere horizontal, nicht allzu viele gerade abwärts. Die ersten werden von Areschoug (60) als negativ geotropisch angesehen, und sieht er ihre biologische Bedeutung darin, dass so auch die Pflanze aus dem bedeckenden Erdreich Nahrung ziehen kann. Göbel (14, p. 477) bemerkt, dass negativer Geotropismus bis jetzt bei Erdwurzeln nicht bekannt ist. Ich möchte auch hier denselben nicht annehmen, da aus Culturen, in denen die Rhizome unter verschiedenem

---

1) Der größte Teil, oft über $^1/_2$ des Gesamtdurchmessers wird dabei vom Mark eingenommen.

Winkel eingepflanzt waren, durchaus nicht hervorging, dass ganz bestimmte sich senkrecht vom Erdmittelpunkte weg wendeten. Es scheint mir vielmehr wahrscheinlich, dass diese Würzelchen überhaupt keinen Geotropismus haben (wie normal die äußersten Verzweigungen hoch ausgebildeter Wurzelsysteme) und ihre Lage nur vom Orte ihrer Entstehung abhängig ist.

Die, in der großen Mehrzahl, wie nochmals betont werden mag, annähernd horizontal wachsenden Wurzeln haben meist eine nur geringe Verästelung; oft fehlen ihnen bei einer Länge von 9—10 cm noch alle Nebenwurzeln. — Der von den Gefäßbündeln eingenommene Teil beträgt etwa 30—40 % des Durchmessers. Eine besonders große Zugfestigkeit ist somit nicht vorhanden. Ebenso fehlt ein besonderes Contractionsvermögen, um eine bestimmte Tiefenlage herzustellen. Schon beim äußeren Ansehen dieser vielfach gewundenen, nicht besonders turgescenten Würzelchen sagt man sich, dass jede Regelung der Tiefenlage vom Rhizom, nicht aber von den Wurzeln ausgehe. Zu jeder Jahreszeit fand ich das äußere Parenchym reich mit winzigen Stärkekörnchen vollgepfropft; dieses übernimmt also stets eine gewisse Speicherung. — Wurzelhaare sind endlich recht zahlreich vorhanden. — Die Endknospen der Rhizome werden bereits im Sommer für das nächste Jahr angelegt, so dass also ihre Entwickelung in 2 Kalenderjahre fällt. Im November untersucht, zeigen sie eine durchschnittliche Größe von 5—9 mm. Diejenigen, die keinen Blütenstand enthalten, sind etwas schmächtiger von Ansehen als die im Inneren mit Blütenanlagen versehenen.

Analysieren wir diese Knospen genauer, finden wir zunächst mehrere Schuppenblätter in $^2/_5$, sehr viel seltener in $^3/_8$-Spirale (Wydler bemerkt, dass auch scheinbare $^1/_2$-Stellung vorkommt). Die äußeren sind abgestorben, die Inneren 2 dagegen lebend, viel dicker und reich mit Reservestoffen versehen, meist, besonders an den Spitzen rot gefärbt, eine Ausbildung, deren biologische Bedeutung wir bei Berberis besprachen. Alle Bracteen zeigen an ihrem oberen Ende eine kleine Ausbuchtung, an ihren Rändern sind sie meist mit spärlichen mehrzelligen Haaren besetzt.

Übergangsbildungen zwischen Bracteen und Laubblättern, aus denen wir ersehen können, dass die ganzen Niederblätter als Vaginaltegmente aufzufassen sind, kommen sehr viel seltener vor als bei Berberis.

Die Stipulae sind fast überall sehr gut zu verfolgen. Die gewöhnliche Form ist wieder die der »lateralen«, doch gehen diese durch teilweise Verwachsung öfter in »stipulae adnatae« Glück's über.

Nach Wegnahme der Knospenhüllen sehen wir in der stärkeren Winterknospe einen Stamm, der eine terminale Inflorescenz und ein Laubblatt trägt. Dieser wird von dem Blatte vollständig eingehüllt, zu seinem besseren Schutze entspringen vom Blüten- wie vom Blattstiel sowie vom Grunde des ganzen Blattes wie der Teilblättchen eine große Menge Haare, die ein dichtes Gewirr bilden.

Stets ruhen nun einige Knospen in den Achseln der Niederblätter. Ganz normal enthält gleich das oberste eine solche und zwar steht diese stets auf der dem Rhizome abgewandten Seite. Sie ist von den vorhandenen Knospen immer die am weitesten entwickelte und bestimmt, das Sympodium fortzuführen. Wie unser Schema (Fig. 9) zeigt, treibt sie regelmäßig ein Blatt (B) noch in demselben Jahre aus, in dem der Hauptspross I auswächst, der Vegetationspunkt liegt dann eingeschlossen in i.

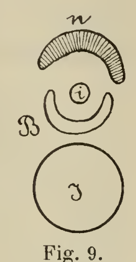


Fig. 9.

Außerdem finden sich meist noch 1—2 Achselknospen in einigen der unteren Niederblätter (Wydler [55] hat solche selbst zuweilen in der Achsel des Laubblattes gefunden); diese wachsen dann im nächsten Jahre zu Seitentrieben aus, führen auch das Sympodium weiter, wenn durch irgend einen Zufall Knospe i dies zu thun verhindert wird.

Das Blatt B der ersten Knospe, das, wie wir sahen, schon in demselben Jahre wie I austreibt, kommt oft fast ebenso früh zu Tage, wie der Hauptspross selbst. So war bereits am 20. April 1901 eins 5 cm lang. In seiner weiteren Entwickelung kann es nun entweder verkümmern, oder aber zur vollen Höhe des Hauptsprosses gelangen. Falls sich B aber erst spät nach I herausstreckt, sehen wir meist étiolementsähnliche Erscheinungen auftreten, die wohl auf den starken Schatten zurückzuführen sind, den die Hauptsprosse dem Blatte B, zumal in dicht geschlossenen Beständen, geben. So zeigte am 12. Juni ein derartiges Blatt die Maße: gemeinsamer Blattstiel 235 mm lang, Teilblättchenstiele 35, 22, 21 mm; dagegen war die Länge der Laminae II. Ordnung nur 10, die Breite 6 mm, gegenüber einer Größe von 55 : 42 mm derer am Hauptsprosse. Die Höhe des letzteren übertraf nur unbedeutend die von B.

Überaus selten waren die Fälle, bei denen aus Knospe i nicht nur ein Blatt B, sondern der ganze Spross mit Blüte entwickelt wurde. Dann zeigt sich aber eine neue Knospe in der Achsel seines obersten Niederblattes. Das ganze geschah überhaupt nur bei besonders starken Exemplaren.

Wydler giebt (55 p. 286) noch zwei Unregelmäßigkeiten an. Einmal kann Spross i drei querdistiche Blätter zur Zeit der Blüte von I entwickeln, »wovon das unterste ein scheidiges Niederblatt, die beiden anderen vollständige, aber noch in Knospenform befindliche Laubblätter sind.« Das Niederblatt und erste Laubblatt sind dann die Vorblätter des Sprosses i. Zweitens kann das Niederblatt fehlen und die Vorblätter sind sogleich Laubblätter.

Die Knospen der unteren Niederblätter des Sprosses I, die wir mit A bezeichnen wollen, und von denen wir sahen, dass sie zuweilen das Sympodium fortführen können, sind nur als Reserveknospen aufzufassen und zeigen normal eine äußerst geringe Ausbildung. Ende April fand ich an den weitest entwickelten erst die Fiederblättchen zweiter Ordnung gerade angelegt, ein Blattstiel fehlte noch vollständig. Blüten sah ich in ihnen niemals.

Sie können aber austreiben bei Verwundungen des Hauptsprosses. So schnitt ich am 5. März 1901 nach Weglösung der Niederblätter Spross *I* fort, verletzte aber dabei auch die Knospe *i*, und nun entwickelte sich eine der Knospen *A* und zwar so rasch, dass schon Mitte April der Verlust vollkommen ersetzt war. Bei einigen anderen, an denen ich die gleiche Manipulation zu Beginn des Winters vornahm und die ich dann in ein Warmhaus von mäßiger Temperatur stellte, war zu Ende des Winters (Anfang Februar) das Gleiche eingetreten.

Wird aber das Abschneiden von *I* mit genügender Sorgfalt ausgeführt und wird *B* nicht verletzt, genügt meist für die Pflanze das Auswachsen dieser und das der Knospe *A* unterbleibt. Am 16. April schnitt ich an drei Exemplaren den schon überall zu beträchtlicher Höhe angewachsenen Spross *I* glatt über der Erde ab. Am 3. Mai hatten die Blätter *B* bereits vollkommen die assimilatorische Thätigkeit übernommen, sie waren auf eine Höhe von 12—15 cm gelangt, die Knospen *i* wie auch *A* hielten sich völlig unverändert, nur begann bei letzteren gerade die Knospenhülle zuweilen gesprengt zu werden, so dass das Laubblatt anfangen konnte, hervorzutreten.

Es ist demnach von vornherein ein assimilatorischer Ersatz von der Pflanze für den Verlust des Hauptsprosses vorgesehen. Besondere traumatische Auslösungen brauchen hier nicht hervorgerufen zu werden.

Am 3. Mai schnitt ich an den Sprossen, mit denen ich experimentierte, auch überall Blatt *B* weg. Mitte des Monats hatte bereits ein neues aus Knospe *i* hervorgegangenes Blatt eine ziemlich große Ausbildung[1]), während keine der Knospen *A* ausgetrieben war. Am Fuße des neuen Blattes *B*, lag, wieder in Niederblätter eingehüllt, der Vegetationspunkt. Als ich auch dieses wegschnitt, vermochte ich kein weiteres Blatt mehr zur Entwickelung zu bringen, obgleich ich die Pflanzen in ein Warmhaus von durchschnittlich 20° C. stellte. — Als gleich bedeutend mit dem Abschneiden des Hauptsprosses erwies sich das Abnehmen der schützenden Tegmente zu Beginn des Winters. Die Sprosse verfaulten dann und eine der Knospen *A* trieb aus.

Kehren wir wieder zu dem Verhalten des Hauptsprosses zurück, nachdem wir die Achselknospen, um nicht den Zusammenhang zu stören, vollständig abgehandelt haben. Wir haben oben bereits den morphologischen Aufbau der stärkeren Knospen kennen gelernt, hingegen noch nicht näher die schwächeren betrachtet. Diese verhalten sich wie die Achselknospen der obersten Niederblätter in den schon geschilderten. Es treibt nämlich nur ein Blatt aus, während der Vegetationspunkt ruhend bleibt und erst ein Jahr später sich weiter entwickeln kann.

1) Es ist also auch hier wie bei Berberis ein Niederblatt zu einem Laubblatte ausgewachsen. Für krautige Gewächse liegen meines Wissens keine derartigen Beobachtungen bis jetzt vor.

Gehen wir jetzt zur Entwickelungsgeschichte der Laubblätter über.

Der ursprünglich vorhandene Blatthöcker teilt sich zunächst durch Anlage von zwei Seitenhöckern. Jede dieser Anlagen für die Fiederblättchen erster Ordnung wiederholt dann diesen Process, so dass nun neun Höcker vorhanden sind. An unserer Skizze (Fig. 10), die aus dem Sommer stammt, können wir die gegenseitige Orientierung derselben sehen. Von den Seitenfiedern zweiter Ordnung erblicken wir jedesmal nur zwei Höcker, weil der dritte ziemlich genau von dem entsprechenden anderen seitlichen verdickt wird. Schon hier ist also ähnlich wie bei Mahonia einmal eine Faltung des ganzen Blattes in der Mitte, sodann noch eine bei jedem Teilblättchen vorhanden. Am Grunde beginnen sich die Haare auszubilden.


Fig. 10.

Nun kann sich dieser Teilungsprocess für die Fiedern zweiter Ordnung wiederholen und werden so Fiedern dritter Ordnung entstehen. — Die Blattentwickelung geht dabei überall von der Spitze nach der Basis zu, während sie bei Mahonia gerade umgekehrt verlief. Und wenn wir damals ein racemös-eoclades Wachstum nach Prantl (47) haben, so müssen wir es jetzt als cymös-eoclad bezeichnen; das einzelne Teilblättchen entwickelt sich weiterhin von unten nach oben.

Alle Blättchen sind in einem so frühen Stadium in der Knospe aufrecht; das mittlere Blatt ist ferner allein symmetrisch, die beiden seitlichen sind dagegen asymmetrisch der Art, dass jedes Mal die untere Blatthälfte, also links die linke, rechts die rechte größer als die andere ist.

Dass die Blätter in der Knospenlage gefaltet sind, haben wir bereits erfahren, es bleibt noch übrig, hinzuzufügen, dass mit dem Größerwerden eine eigentümliche Rollung der Blattränder eintritt, wie es uns Fig. 11 zeigt: eine symmetrische bei der Mittelfieder (*a*), eine asymmetrische bei jeder Seitenfieder (*b*), da die nach innen gekehrte kleinere Hälfte weit stärker gekrümmt ist als die äußere größere.

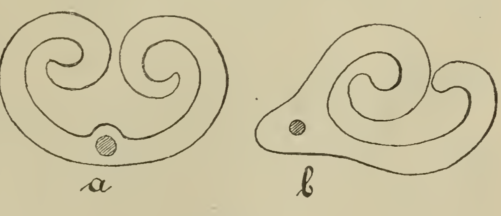


Fig. 11.

Kurze Zeit vor dem Durchbrechen der Knospen durch die Erde erfolgt als eine besondere Schutzvorrichtung eine starke Biegung des Hauptsprosses (ein wenig oberhalb seiner Mitte), resp. des allein vorhandenen Blattstiels. Das geschieht immer noch unter dem Schutz der Tegmente. Der Blütenstand sowie die jungen Blättchen würden durch die entgegenstehenden Erdschichten sehr leicht verletzt werden, und wird dies, falls

der Stamm zuerst aus dem Boden tritt, natürlich verhindert. Die Inflorescenz ist ja freilich schon durch das umhüllende Blatt und die dicht stehenden Haare geschützt, doch könnten (s. a. Areschoug 60) auch Erdpartikelchen zwischen Blatt und Blütenstand eindringen.

Sowie die Sprosse aus der Erde hervorgelangt sind, wird die Krümmung ausgeglichen, auch die Haare gehen bald zu Grunde, da sie nicht mehr gebraucht werden. Wie Areschoug schon sah, geschieht dies früher am Stengel als an den Blattstielen.

Die Niederblätter werden z. T., wenigstens die beiden obersten, auch bei der Streckung des Hauptstammes über die Erde gebracht; sie müssen dabei immer noch ein nachträgliches Wachstum zeigen, wenigstens maß ich am 15. April bei einigen eine Länge von 20 mm (im Herbste betrug die Länge der ganzen Knospe nicht mehr als 10 mm). Nach einer gewissen Zeit sterben die Bracteen ab.

Die Entfaltung des Laubblattes erfolgt nun recht schnell; dabei entfernen sich die beiden seitlichen Fiedern jedesmal von der mittleren ein wenig nach unten, worauf die Aufrollung der Ränder bei jedem Teilblättchen vor sich geht. Ich sah diese meist von unten, zuweilen aber auch von oben beginnen. Eine ganz leichte »Kahnform« der Spreite bleibt meist noch einige Zeit erhalten.

Das Längenwachstum der oberirdischen Sprosse hat in ziemlich kurzer Zeit, bei der Mehrzahl schon Anfang Mai, sein Ende erreicht. Im allgemeinen nicht über 30 cm hoch werdend, erreichen manche auch größere Dimensionen, wie mir namentlich ein im Münchner Herbarium befindliches 58 cm hohes Epimedium alpinum bewies. Dass viele Sprosse nur klein bleiben, ist selbstverständlich.

Bei dem Bau des Stammes fällt uns eine Ähnlichkeit mit einjährigen Zweigen von Berberis sofort auf. Auch hier liegt 3—4 Reihen unterhalb der Epidermis ein überall geschlossener Sklerenchymring, dessen mechanische Bedeutung wir schon oben besprachen.

Die Gefäßbündel, 18—30 an Zahl, sind von zweierlei Art, die größeren zeigen ungefähr einen Längsdurchschnitt von 0,45 mm, die kleineren von 0,15—0,30 mm. Erstere liegen etwas weiter nach innen als letztere, außerdem stehen beide meist abwechselnd und kann man so zwei in einander eingreifende Kreise konstruieren[1]).

Die Blattstiele bieten, was ihren anatomischen und mechanischen Bau anlangt, ziemlich dieselben Verhältnisse wie der Stamm; vor allem ist der Sklerenchymring auch hier überall geschlossen. Nur sind die Gefäßbündel, namentlich in den Blattstielen der Blättchen 2. Ordnung kleiner, sie betragen nur 0,15—0,26 cm im Längsdurchmesser, so dass der Unterschied

1) Um die Stärke der Biegungsfestigkeit zu prüfen, verfuhr ich wie oben bei Berberis. Ich durfte wohl auch hier den Typus des »Hohlcylinders« wieder trotz der geringen Abweichung durch die vorspringenden Bündel annehmen.

zwischen kleineren und größeren Bündeln immer mehr verschwindet. Bei den Stengelblättern macht sich nun eine leichte Abplattung an der nach dem Hauptstamm gerichteten Seite bemerkbar, wodurch dann auch eine kleine Verzerrung des »Hohlcylinders« erfolgt.

Überall, wo ein Stiel an einen anderen nächst höherer Ordnung ansetzt, befindet sich noch eine besondere mechanische Vorrichtung: denn jeder der 3, in einem Winkel von 120° zu einander stehenden Teilstiele ist an seinem Ende collenchymatisch verdickt. Solange sie sich noch im Wachstum befinden, vermögen sie sich an dieser Stelle senkrecht aufzurichten, falls der Hauptstiel, an dem sie sitzen, in horizontaler Lage fixiert wird. Darin liegt, ähnlich wie bei den Gramineen-Knoten, die biologische Bedeutung dieser Collenchympartien.

Wir kämen jetzt zur näheren Betrachtung der ausgewachsenen Laubblätter, die, wie wir schon sahen, doppelt bis dreifach gefiedert sind. Die Stipularbildungen lassen sich jetzt deutlicher erkennen als in der Knospe, und finden wir einen gewissen Unterschied zwischen den grund- und stengel-ständigen Blättern. Bei ersteren ist nämlich ein häutiger Saum, wie bei den Tegmenten, sehr schön ausgebildet, während letztere nur zwei kleine laterale Stipeln ohne Saumbildung aufweisen.

Die dichte Behaarung der Blätter geht im Alter fast völlig verloren, nur an den angeschwollenen Basen der Teilstiele bleibt sie stets erhalten. Damit hängt auch zusammen, dass die Spreiten in ihrer Jugend ziemlich schwer benetzbar sind, da die Haare das Haften der Tropfen verhindern. Alle ausgewachsenen Blätter werden demgegenüber leicht benetzt, da irgend welche Wachsauflagerungen fehlen.

Ferner ändert sich mit dem Alter auch die Consistenz der Spreite, die im Anfange ziemlich dünn (0,13—0,15 mm, wovon etwa 0,11—0,12 auf das Assimilationsgewebe fallen) ist, später aber fester bis oft lederig wird (gegen 0,20 mm dick). Einige Exemplare des Berliner Herbariums zeigten mir auch in jungem Zustande schon lederige Blätter. Es müssen dies meines Erachtens Formen sein, die an sonnigen oder trockneren Standorten gewachsen sind (so in einem Falle z. B. in Unterkrain, auf Anhöhen bei Runckenstein).

Wie die Consistenz, so wechselt auch die Form der Blätter, oft selbst am selben Rhizom. So war das Blatt des Inflorescenzstieles bei einem Exemplar des Münchner Herbars ganz normal ausgebildet (Fieder: 38:24 mm

---

Wir hatten $f = \frac{l P r}{\pi (r^4 - \varrho^4)}$ und fand ich (bei $l = 50$ mm, $r = 0{,}80$, $\varrho = 0{,}5$ mm, $P = 165\ g$) $f = 4{,}870 \frac{kg}{m^2}$. Ein anderer Fall ergab ($l = 25$, $r = 0{,}9$, $\varrho = 0{,}5$ mm, $P = 370\ g$) $f = 4{,}5 \frac{kg}{mm^2}$. — Wir werden sehen, wie das an gleichen Standorten lebende Podophyllum eine viel geringere Bruchfestigkeit besitzt.

groß), während die Teilblätter des Blattes B fast rund (17:20 mm) waren, außerdem war ihr Blattrand ungezähnt und besonders stark verdickt.

Die Zahl der Spaltöffnungen, die nur auf der Unterseite liegen, ist recht groß, gegen 300—350 auf 1 qmm; dabei ist ihre Verteilung sehr unregelmäßig.

Anatomisch wäre noch zu erwähnen, dass dem Blatte die Pallisadenzellen fehlen, was bei Schattenpflanzen allgemein zutrifft, doch waren auch die Sonnenformen, die wir gleich besprechen wollen, noch nicht bis zur Ausbildung von solchen gelangt. Ferner ist eine stark entwickelte »Randleiste« wieder vorhanden, die wie bei Berberis in die einzelnen Zähnchen ausspringt. Citerne behauptet, dass dieses »faisceau fibreux« »sans faisceau fibreux (soll wohl heißen »libéro-ligneux«) enclavé« sei, also sich darin abweichend von Berberis und Mahonia verhalte. Bei Betrachtung eines Blattquerschnitts scheint Citerne recht zu haben. Längsschnitte durch den Blattrand zeigten auch hier ein, wenn auch nur schwaches, Gefäßbündel mit Spiralgefäßen.

Betreffs der Nervatur wäre noch zu sagen, dass der Mittelnerv besonders stark ausgebildet ist. 3—5 Gefäßbündel, umgeben von Sklerenchympartien, reichen bis dicht an die obere Epidermis, während sie die untere nicht berühren. Die Seitennerven, die sich schon an der Basis vom Hauptnerv abzweigen, sind etwas bogenförmig gekrümmt, im übrigen ist die Nervatur camptodrom mit Ausläufern in die Zähne der Randleiste wie bei Berberis[1]).

Die Laubblätter halten mit ihrem frischen Grün, oft mit Rot untermischt, bis weit in den Herbst hinein vor; die vertrockneten Blätter sind zum großen Teil noch vorhanden, wenn im folgenden Frühling bereits die ersten neuen Sprosse austreiben.

Epimedium alpinum ist, wie auch aus der ganzen Beschreibung der Blätter hervorgeht, eine typische Schattenpflanze. Nur haben wir einen Fall erwähnt, bei dem wahrscheinlich bis zu gewissem Grade eine Anpassung an sonnigere Plätze erfolgt ist.

Im hiesigen botanischen Garten findet es sich seit Jahren (außer an einem schattigen Standorte) auch an einer Stelle, die eine der sonnigsten des ganzen Gartens ist.

---

1) Bei Prüfung der »Zugfestigkeit« der Blätter, die auf dieselbe Weise vorgenommen wurde wie bei Berberis, ergab sich 1) falls die Mittelrippe in dem zu prüfenden Blattstreifen enthalten war (bei $a = 5$, $b = 0{,}15$ mm, $P = 180$ g ($f = 240 \frac{g}{m^2}$ 2) falls der Streifen seitlich von der Mitte gerichtet war (bei gleichem a u. b, $P = 115\,g$) $f = 153 \frac{g}{m^2}$; 3) falls der Streifen quer geführt war (bei gleichem a und b, $P = 105$) $f = 140 \frac{g}{m^2}$.

Bereits Ende April, also etwa einen Monat nach dem Hervortreten der Sprosse über die Erde, begannen sich hier auch Verschiedenheiten von dem normalen Schattentypus zu zeigen. Am 1. Mai besaßen die in der Sonne gewachsenen Sprosse eine durchschnittliche Höhe von 12 bis höchstens 18 cm, während am gleichen Tage die Schattenformen, die ungefähr zu gleicher Zeit ans Licht gekommen waren, bereits durchschnittlich 25 cm maßen. Die Blattlamina der Foliola ist in der Sonne schwächer entwickelt (etwa 2:1 cm groß) gegenüber der Größe bei den Schattenpflanzen (4,3 : 2,6 cm!). Vor allem beginnt an ersteren bereits eine Tendenz hervorzutreten, die typische horizontale Stellung der Blätter aufzugeben und in eine Mittelstellung zwischen horizontal und vertical überzuführen.

Stahl (89 p. 167) macht ähnliche Angaben über Epimedium-Exemplare, die gleich den unseren an sonnigen Standorten gewachsen waren. Er hebt hervor, dass die eben besprochene Änderung in der Blattausbreitung »durch stärkere Verlängerung der Stieloberseite« hervorgerufen wird. — Sehr bald begannen nun die Blätter z. T. wie versengt zu erscheinen, eigenartige Auftreibungen und Buckel, die von Stahl nicht erwähnt werden, treten hervor. Das Chlorophyll beginnt zerstört zu werden, das schöne saftige Grün der Schattenpflanzen wird hier fahl. Auch Stahl hebt hervor, »dass das missfarbige Aussehen auf einen krankhaften Zustand deutet«. — Im Verlaufe des Mai gingen diese Erscheinungen weiter vor sich. Sie setzten immer mit der Buckelung ein, dann wurde das Chlorophyll angegriffen und schließlich trat Bräunung der Membranen ein. Dieses »Verbrennen« durch die Sonnenhitze nahm zumeist vom Rande nach der Mitte zu seinen Fortgang.

Neben diesen in allmählichem Absterben begriffenen Exemplaren hatten sich jedoch auch eine Anzahl entwickelt, die es bis zu einer Höhe von über 20 cm brachten und ziemlich gesund aussahen. Es waren dies einmal die, welche rechtzeitig eine möglichst verticale Stellung der Laminae angenommen hatten, dann aber auch die später aus der Erde getretenen, die somit während ihrer Entwickelung einen Schatten durch die älteren Blätter genießen konnten.

Eine anatomische Veränderung des Stammes und der Blätter war bei den Sonnenpflanzen gegenüber der Schattenform nicht zu bemerken. Nur war die Zahl der Spaltöffnungen an den Blättern größer geworden. Sie betrug 5—600 auf 1 qmm. Ich erkläre mir dies dadurch, dass die Anlage derselben zu einer Zeit im Frühjahre geschieht, wo der sonnige Standort noch ohne Einfluss ist, die Zellen bleiben im entwickelten Blatte aber kleiner als im Schattenblatte, daher fallen mehr Spaltöffnungen auf einen qmm. Bei Berberis war mit der vermehrten Feuchtigkeit auch die Zahl der Stomata gestiegen! Es zeigt sich auch hier wieder die zuerst von Stahl bemerkte Thatsache, dass Sonnenpflanzen sich viel leichter an Schatten und Feuchtigkeit anpassen können als umgekehrt.

Der Blütenstand ist bei Epimedium, wie wir oben sahen, terminal, wird aber schon frühzeitig durch das Laubblatt zur Seite gedrängt. Zuweilen kann der Hauptstamm aber auch 2 Laubblätter besitzen und dann noch in der Achsel des obersten eine weitere Infloresceenz bilden. — Wie bei Berberis wird diese meist als »Traube mit Endblüte« betrachtet; wir werden nach den obigen Ausführungen auch hier lieber ein Pleiochasium annehmen. Dieses hat seine Glieder in $^2/_5$-, zuweilen auch in $^1/_3$-Spirale angeordnet. Die Seitenäste sind häufig noch dichasial, manchmal auch pleiochasial verzweigt. Die Endblüte jedes Zweiges öffnet sich gewöhnlich zuerst, ohne dass dies, namentlich für die Hauptachse, eine absolute Regel ist.

Die Infloresceenz ist anfangs gekrümmt, später aufrecht, die zugehörige Achse bei einem ungefähr gleichen anatomischen Bau wie der Stamm unterhalb der Blattinsertion hier fast gar nicht biegsam[1]. Besondere Vorblätter fehlen der Infloresceenz oder den Einzelblüten im Gegensatz zu dem Verhalten der meisten Arten von Berberis und Mahonia.

Die Blüten werden bereits recht früh im Herbste angelegt, und zwar in normaler Weise die Kreise von außen nach innen fortschreitend, die Glieder jedes Kreises aber gleichzeitig (s. Payer 46). Die Sepalen und Petalen sind anfangs gegenüber den Antheren von recht geringer Größe. Das Diagramm ist $K2 + 2 + \cdots\ C2 + 2\ A2 + 2\ G1$[2].

Die Blüten öffnen sich kurze Zeit nach Heraustreten der Knospe aus der Erde. Kelchkreise sind stets mehrere (meist 4) vorhanden, doch bleiben nur die beiden innersten zur Blütezeit erhalten. Diese sind rot und zum Schauapparat ausgebildet. Es folgen die 2 Petalencyclen, die wie bei Berberis mit Nectarien versehen sind. Während Prantl (23) natürlich auch hier diesen Kreisen die petaloide Natur abstreitet, und Knuth (73) sie sogar als »Nebenkrone« (!) ansieht, nehmen wir aus den bei Berberis angeführten Gründen auch hier echte Kronblätter an. Gleicher Ansicht mit uns ist wieder Göbel (12, p. 431).

Ein besonders eigenartiges Verhalten zeichnet die Petalen von Epimedium vor allen übrigen Berberidaceen aus. Sie sind nämlich zu einem »Sporn« ausgewachsen, in dessen Hintergrund sich das Nectariengewebe befindet; das ganze Blatt bekommt dabei etwa die Form eines Füllhorns. Die Nervatur ist ähnlich wie bei Berberis und Mahonia. Wir haben einen ziemlich unverzweigten, bis zum Grunde des Sporns und an der entgegengesetzten Seite bis zum Rande laufenden Mittelnerv und 2 reich verzweigte, sich schon an der Basis von ersterem trennende Seitennerven.

---

1) Als eine Schutzvorrichtung gegen unberufene Gäste, die zu den Nectarien der Petalen wollen, sind nach Ludwig (78. p. 230) die Drüsenhaare der Blütenstiele anzusehen, die durch Klebrigmachen der letzteren eine Art »Leimspindel« vorstellen.

2) Die Endblüte ist wieder zuweilen 5-zählig, und erklären wir das Diagramm in diesem Falle am besten wieder mit Fortlaufen der $^2/_5$-Spirale. Citerne sah auch Blüten, in denen nur zwei äußere Kreise 5-, die anderen 2-zählig waren.

Diese laufen nicht bis zum Grunde des Füllhorns durch, sondern, je weiter die Seitenzweige nach außen sind, desto eher biegen sie unter einem scharfen Winkel um und gelangen auch auf die obere Seite des Sporns. Die Nervatur ist also durch die so eigenartige Form des Blattes nicht beeinflusst worden.

Die Antheren sind ziemlich groß im Gegensatz zu der Länge der Filamente. Die Aufstäubung erfolgt nach Wydler (92) sehr regelmäßig der Art, dass zuerst die beiden Stamina des äußeren Kreises successive, dann ebenso die des inneren Paares folgen.

Das Carpell, das einen kurzen Griffel und eine trichterförmige Narbe besitzt, steht fast immer diagonal. Die Placenta geht längs der ganzen Bauchnaht und trägt in zwei Zeilen eine Menge Samenknospen, die von oben nach unten angelegt werden. — An dem Fruchtknoten sehen wir zwei Nähte, einmal an der Placenta, dann auch gerade gegenüber auf der Dorsalseite. Morren und Decaisne, die ersten Monographen der Gattung Epimedium, fanden darin einen Grund, zwei Carpellblätter anzunehmen, doch hat bereits Baillon (1, p. 276) die Irrigkeit dieser Ansicht gezeigt. — Die beiden durch die Furchen abgegrenzten Teile sind an Größe verschieden; der größere ventrale, der sich in den Griffel verlängert, wird von einem sich vielfach verästelnden großen Nerven durchzogen, während der andere 2—3 von einander unabhängige kleinere aufweist. — Die Frucht ist eine Kapsel.

Blütenbiologisch ist Epimedium alpinum von Löw (77) näher untersucht worden. Nach ihm muss man zwei Perioden in der Blütezeit unterscheiden; in der ersten liegen die vier Kronblätter einer aus den vier Stamina gebildeten Pyramide so dicht an, dass die besuchenden Insecten nur zwischen dem Griffel und den Stamina eindringen können. Da die Blüten proterogyn sind, sind die Narbenpapillen zu dieser ersten Periode schon gut entwickelt, während die Antheren noch geschlossen bleiben. Die Narbe wird daher mit dem Pollen von früher blühenden Exemplaren befruchtet.

Die zweite Periode zeigt ein entgegengesetztes Verhalten: Die Petalen sind weit auseinander gerückt, so dass der Zugang zum Nectar enthaltenden Sporn offengelegt ist. Die Insecten werden nun zwischen Stamina und Petalen zum Honig zu gelangen versuchen. Hierbei beladen sie sich mit Pollen, ohne aber an die Narbe derselben Blüte zu kommen, und können nun eine andere jüngere beim Weiterfliegen befruchten [1]).

Es gelang mir nie, reife Früchte zu erzielen. Um zu sehen, wie weit die Samenanlagen sich entwickelt hätten, ob überhaupt Befruchtung stattgefunden, fixierte ich die Ovula in Flemming'scher Flüssigkeit, um sie dann

---

1) Knuth gelang es zu sehen, dass unsere Honigbiene die Befruchterin von Epimedium ist, doch kann auch Autogamie stattfinden.

nach der üblichen Paraffinmethode mit dem Microtom zu schneiden. Es ergab sich mir, dass zwar bei sehr vielen der Eiapparat, die Antipoden[1]) und der secundäre Embryosackkern vollkommen unverändert, bei anderen aber doch eine Reihe Teilungen von der befruchteten Eizelle ausgeführt waren. Dass es zur Befruchtung gekommen war, darf daher nicht bezweifelt werden; vielleicht ist aber das Abfallen vor der Reife dadurch bedingt, dass Autogamie stattgefunden hatte.

Reife Samen bekam ich nicht zu Gesicht, sie sollen (Baillon s. p. 287) einen »als Flugorgan« ausgebildeten Arillus besitzen. Seine Entstehung durch Hervorwuchern eines anfänglich kleinen Vorsprungs in der Nähe der Anheftestelle der Samenanlage, ebenso sein weiteres Wachsen, bis er schließlich das Ovulum umhüllte, ließ sich jedoch schon gut bei den mir zur Verfügung stehenden Stadien feststellen[2]).

Der Embryo ist nach Citerne im reifen Samen sehr klein, die Cotyledonen sind ein wenig auseinander gebogen.

Eine biologisch interessante Eigenschaft der Samenschale wird von Citerne p. 51 angegeben. Wenn dieselbe mit Wasser in Berührung kommt, sieht man die Außenseite sich bedecken »de petites fibrilles, visibles à l'œil nu, allongés dans le sens longitudinal, et présentant chacune la longueur d'une cellule de cette assise«. Unter diesen Fibrillen finde man zwei Sorten: »les unes incolores et transparentes représentant la paroi externe de la cellule détachée dans toute la longueur, les autres, de même longueur, mais d'une coloration brune, les seules visibles à l'œil nu, et qui représentent le contenu de la cellule qui s'est échappé après la séparation de la paroi«.

Derartige verquellende Membranen besitzen ja viele Samen; ich brauche nur an die Familie der Cruciferen zu erinnern.

Epimedium alpinum wächst in schattigen und meist feuchten Wäldern auf Kalk in den österreichischen Alpenländern und Oberitalien. Im übrigen scheint die Pflanze nur eingeschleppt zu sein; Franchet (10) erwähnt sie aus Belgien, England und den Vogesen. Bekannte derartige Standorte in Deutschland sind schon seit Jahren: Königsthal bei Danzig, Schlosspark zu Charlottenburg, Neuwerk bei Schleswig etc. — Erwähnt mag zum Schlusse noch werden, dass eine mit weichen Haaren bedeckte Form als E. alpinum b. pubigerum DC. an gleichen Standorten wie die Hauptform auf der Balkanhalbinsel und in den Kaukasusländern vorkommt. Nichts weiter

1) Die Antipoden waren stets besonders groß ausgebildet. Dasselbe erwähnt Andrews (93) für Jeffersonia. Für die nahverwandte Familie der Ranunculaceen ist dies gleichfalls vielfach beschrieben. Vielleicht ließen sich auch solche Merkmale mit der Zeit systematisch verwerten.

2) Auffallend war mir, dass die Zellkerne fast ohne Ausnahme an der inneren Wand lagen. Leider konnte ich wegen fehlender älterer Stadien nicht untersuchen, ob diese Position vielleicht mit Wandverdickungen etwas zu thun hat.

als Gartenformen scheinen die buntblättrigen E. rubrum und E. concinnum Vatke zu sein.

Die ersten Einteilungen der Gattung Epimedium, wie sie von Morren und Decaisne 1834 oder von Baillon 1861 versucht waren, gründeten sich darauf, dass die Länge des »Sporns« ein Unterscheidungsmerkmal der einzelnen Arten sein sollte. Nachdem man dieses aber als zu schwankend erkannt hatte — so wurden bei E. Muschianum Morr. et Decn. Fälle beobachtet, in denen der Sporn ganz fehlte (44) —, war es Franchet, der 1886 in einer Monographie der Gattung davon ausging, dass die Zahl der Blätter des blütentragenden Sprosses von Wichtigkeit für eine systematische Einteilung wäre. Es ist dies ein morphologisch besser begründetes Merkmal, als die bis dahin angegebenen es waren, da bei jeder Art die Zahl der Stammblätter ziemlich constant ist, trotzdem auch hier, aber sehr selten, Abweichungen von der Regel vorkommen. Das Aussehen des »Sporns« wurde von Franchet erst in zweiter Linie in Betracht gezogen.

Es würde wie bei Berberis und Mahonia zu weit führen, wenn wir uns auf eine Beschreibung der einzelnen Species einlassen wollten. Für unsere Zwecke genügt es, wenn wir von den Franchet'schen Sectionen I. Phyllocaulon, II. Gymnocaulon, III. Vancouveria je eine Species genauer betrachten und die übrigen an diese anschließen.

b. Die übrigen Arten von Epimedium: Sectio Phyllocaulon.

Zu dieser Gruppe gehört die große Mehrzahl der Epimedium-Arten; wir haben soeben E. alpinum eingehend geschildert und wollen wir von der Menge der übrigen nur weniges noch hervorheben.

Da ist einmal von Interesse ein Fund von Marchand (44), der bei E. Muschianum Morr. et Decn. eigenartige Abnormitäten der Blüten beobachtete. Es fand sich nämlich außer »spornlosen« Petalen eine recht große Anzahl Carpelle in fast jeder Blüte eines Stockes entwickelt. Und zwar war vor jedem Stamm eine »petit axe surbaissé, autour duquel sont implantés de deux à quatre pistils plus ou moins régulièrement conformés«. Wären nun alle Carpelle ausgebildet worden, hätten sich 16 überzählige finden müssen, doch war dies nie der Fall, 9 war die Höchstzahl, abwärts alle Zwischenglieder bis 2.

Die meisten dieser Carpelle waren steril, doch konnten auch alle fertil sein. Häufig waren die Fruchtblätter auch nicht ganz verschlossen, und die Öffnung entweder an der Placenta lag, oder — und dies wäre eine große Abnormität — an der entgegengesetzten Seite; sie war ferner in der oberen wie in der unteren Hälfte möglich. Der Zufall führte Marchand weiterhin auch Carpelle vor Augen, die 2fächerig waren mit axiler Placentation.

Nach der oben angegebenen Stellung dieser Achsen müssten wir sie

fast als Achselsprosse der Stamina auffassen[1]; ganz ähnliche Verhältnisse hat Penzig (21 p. 294) übrigens bei Dianthus sinensis L beschrieben. Doch scheint mir noch eine genauere Untersuchung geboten. —

In blütenbiologischer Hinsicht muss nach Löw (77) noch erwähnt werden, dass innerhalb der Section eine Verkürzung wie eine Verlängerung des Sporns gegenüber dem von E. alpinum eintreten kann. So haben letzteres z. B. E. macranthum Morr. et Decn. und E. violaceum Morr. et Decn.; hier ist die Honigbergung somit viel weiter vor sich gegangen. Es hängt dies wohl mit den Besuchern, die wahrscheinlich langrüsselige Apiden sind, zusammen.

Mit der größeren Ausbildung des Sporns parallel läuft auch »eine Vergrößerung der Plattenteile der Petalen, die sich mehr und mehr als Schutzhülle der Staubgefäßpyramide ausbilden und schließlich den pollenerzeugenden Apparat bis auf einen schmalen Zugang von oben völlig einschließen. Das den Narbenkopf tragende Griffelende wird bei den Arten mit kurz ausgesacktem Honigblatt von den Antheren überragt, während das Umgekehrte bei den langgespornten Blüten eintritt«. —

Eingehender wollen wir von der Section nur noch das früher auch zum Typus einer eigenen Gattung gemachte Epimedium diphyllum Lodd. (= Aceranthus diphyllus Morr. et Decn.) besprechen. — Der ganze Habitus ist ähnlich dem von E. alpinum, nur ist die Pflanze in allen Teilen zarter. Das Rhizom ist ungemein reich verzweigt und bewurzelt, dabei sind die einzelnen Sympodialglieder sehr kurz. —

Die entwickelten Blätter sind für gewöhnlich nur einfach gefiedert; Citerne hat ausnahmsweise auch Fiedern II. Ordnung gesehen. Eigenartig ist nun an ihnen — und daher rührt auch der Name — dass immer nur 2 Teilblättchen vorhanden sind, trotzdem, wie das Studium der Blattentwicklung beweist, jedesmal 3 ursprünglich angelegt werden. Doch entwickeln sich nur immer die beiden seitlichen weiter. Ein Exemplar des Heidelberger Herbars (gesammelt von Hofmeister Mai 1844 im botanischen Garten zu Dresden) zeigte mir die interessante Thatsache, dass ein grundständiges Blatt eines Stockes, dessen Blätter im übrigen zweiblättrig waren, alle 3 Teilblättchen ausgebildet hatte. Allerdings waren dieselben von recht ungleicher Größe, das ganze Blatt überhaupt sehr klein geblieben, die Maße waren folgende:

ein normales Blatt, unter dem Blütenstande am Stengel inseriert: Länge der beiden Teilblättchen in der Mittelrippe 24, Breite 20 mm.

das dreiteilige Blatt: Größe der beiden seitlichen Fiedern 10:10 und 9:9 mm, beide sehr asymmetrisch, Größe des mittelsten Blättchens 5:3,5 mm, symmetrisch.

---

1) Eichler (31) erklärt nur, ihm sei die Beschreibung Marchand's nicht recht verständlich geworden.

Die Zahl und Stellung der Blätter ist verschieden: gegenüber dem gewöhnlichen Falle, wonach wir 1 stengelständiges Blatt haben, treten auch wie bei E. alp. 2 auf. Mitunter fehlen sie aber auch vollständig, mithin die zu mehreren entwickelten grundständigen Blätter diese dann ersetzen.

Die Stipulae sind typische »adnatae« und zwar in ziemlicher Größe, 4 mm lang.

Das Blatt von E. diphyllum ist noch dünner als das von E. alpinum; jüngere messen oft nicht mehr als 0,12 mm, bei älteren konnte die Dicke aber 0,20 mm betragen. Sehr selten sah ich die Blätter lederartig, so z. B. einige aus dem Münchner Herbar. — Die Hauptabweichung unserer Species von allen übrigen, worauf die Gattung Aceranthus begründet war, liegt darin, dass die Petalen normal nie Spornbildung zeigen. Doch wies Baillon(1) nach, dass viele Übergänge zwischen E. diphyllum und den gespornten Arten vorhanden sind, und Franchet(10) sah »rarissime in floribus quibusdam petala 1 vel 2 calcare longiusculo aucta«, so dass sich die Gattung Aceranthus nicht mehr halten ließ. —

Die Pflanze wächst in feuchten Bergwäldern (namentlich Nadelwäldern) Japans und zwar wohl oft in sehr tiefem Schatten. Häufig beobachtete ich nämlich an Herbarexemplaren starke Etiolementserscheinungen: die Stengel waren sehr verlängert, Blätter und Blüten klein geblieben.

Während E. diphyllum außer dem einen besonders erwähnten Falle stets mit 2teiligen Blättern angetroffen wurde, giebt es unter den verwandten Epimedien solche, die normal 3teilige, nur zuweilen 2teilige Blätter besitzen. So war dies der Fall bei einem Epimedium des Münchner Herbars, als Aceranthus sagittatus oder Ac. Ikarisoio bezeichnet. Hier hatten von den 3 Blattfiedern I. Ordnung zwei 3 Fiederblätter II. Ordnung und 1 nur 2; außerdem waren die Petalen ohne Sporne, also genau wie bei E. diphyllum (Prantl hatte dazu geschrieben: »Ist sicher ein Epimedium aus der Gruppe des E. macranthum, mit abnormen Petalen«).

c. Epimedium: Sectio Gymnocaulon[1]).

Als Typus mag uns E. pinnatum Fisch dienen. — Die unterirdischen Teile unterscheiden sich nicht wesentlich von E. alpinum, nur ist das Rhizom etwas dicker als dort und mit zahlreicheren und fleischigeren Bracteen besetzt. Die Wurzeln sind reichlich vorhanden und stark verästelt und haben eine Länge bis zu 15 cm und darüber. Die Winterknospen weisen außer einer wechselnden Anzahl von Bracteen eine Reihe Laubblätter (4—6) auf und dann folgt erst terminal der Blütenstand. Der

---

1) Baillon hatte hierfür eine besondere Gruppe: »Dimorphophyllum« gemacht, zu der er E. pinnatum und die ihm nahestehenden Species brachte.

Hauptstamm selbst ist blattlos und rührt daher der Franchet'sche Name Gymnocaulon.

Die Stipulae sind wie bei E. alpinum deutlich vorhanden. Schon die Bracteen besitzen nach der Glück'schen Nomenclatur Stipulae laterales und bei den Laubblättern sehen wir dann häufig Zwischenformen zwischen stip. »laterales« und »adnatae«. Ihre Größe ist oft sehr beträchtlich, ich maß sie bis 15 mm Länge und 10 mm Breite. Häufig stoßen hinten die beiden Ränder der gesamten Stipel zusammen und bilden sich so förmliche Röhren, die das nächste Blatt einschließen. Dies kann so weit gehen, dass man zuweilen versucht ist zu glauben, es wären wieder Niederblätter zwischen den Laubblättern ausgebildet. — Achselknospen an den meisten Nieder- und Laubblättern vorhanden; natürlich wächst stets nur ein ganz kleiner Teil im gleichen oder folgenden Jahre aus.

Die wieder in $^2/_5$-Spirale stehenden Laubblätter sind entweder ebenso gefiedert wie bei alpinum oder auch nur ein Mal dreigeteilt, eine Erscheinung, die aber relativ selten auftritt. Sie variieren im übrigen sehr, selbst an demselben Rhizom. Ihre Farbe ist ein schönes Grün, bei alten außerdem häufig mit Rot untermischt. Bemerkenswert ist, dass die Blätter des Vorjahrs stets bis weit ins Frühjahr hinein grün bleiben und zur Blütezeit der Pflanze im April noch die alleinige Assimilation übernehmen. Die neuen Blätter erscheinen dann erst wieder im Laufe des Sommers.

Die Blattdicke ist größer als bei E. alpinum (0,23—0,25 mm). Überhaupt ist E. pinnatum mehr an Sonnenstandorte angepasst als die zuerst besprochene Species. Damit hängt wohl eine besondere Stellung der Blätter zusammen, die wir bei E. alpinum normal nicht finden. Sie zeigen nämlich eine Art »Napfbildung«, weisen also eine sehr stark »kahnförmige« Spreite auch im erwachsenen Zustand auf. Noch besser als bei der Hauptform kann man dies oft bei E. pinnatum var. colchicum Boiss. beobachten. Hatte ein Blatt etwa die Breite von 5 cm, so betrug die Entfernung der beiden Blattränder in Luftlinie gemessen z. B. nur 3,5 cm. Es sind aber Übergänge bis zur ebenen Gestalt vorhanden. Die tiefste Stelle des »Napfes« liegt zumeist nicht an dem Mittelnerv, sondern, veranlasst durch die Asymmetrie des Blattes, in einer schief zu ersterem verlaufenden Linie. Diese so gestalteten Blätter scheinen nun besser an die Insolation angepasst zu sein als die ganz flachen, weil bei ihnen stets ein Teil beschattet ist. Dazu kommt noch die, wie wir sahen, größere Dicke und ledrige Beschaffenheit des Blattes. Niemals zeigten infolgedessen die Pflanzen das verkümmerte Aussehen wie die Sonnenformen von E. alpinum, auch wenn sie an der sonnigsten Stelle des Gartens wuchsen.

Von der Blütenregion ist kaum etwas Besonderes zu sagen. Die Verzweigung der Inflorescenz ist wie bei E. alpinum. Den vier als Schauapparat ausgebildeten Sepalen gehen 4—6 grünliche, schon früh abfallende Blätter voraus. Die innersten sind hier von schönem Gelb, werden im

Alter aber meist weiß. Der Sporn der Petalen ist sehr kurz, er krümmt sich niemals nach oben um. Die Größe der Kronblätter ist sehr gering im Vergleich mit den Kelchblättern (2,5 mm Länge gegen 7 mm).

Die ziemlich langen Stamina (6 mm) können infolge dessen nie von den Petalen überdeckt werden. Was Fruchtknoten und Frucht anlangt, zeigt E. pinnatum nichts Erwähnenswertes.

Die Pflanze wächst in Bergwäldern Persiens und des Kaukasus. — Dass E. Colchicum Boiss. nur eine Varietät von E. pinnatum ist, erwähnten wir schon, ebenso ist E. Perralderianum Coss., wachsend in schattigen Eichenwäldern Algiers, wahrscheinlich nur eine Abart von letzterem.

d. Epimedium hexandrum Hook. (= Vancouveria hexandra Morr. et Decn.).

ist der Typus für die dritte FRANCHET'sche Section. Die Pflanze ist das einzige Epimedium mit 3-zähliger Blüte, vermittelt also darin den Übergang zu den normal 3-zähligen Gattungen der Familie. Das Rhizom ist sehr dünn und reich bewurzelt; an der Basis des Blütenstandes sind stets mehrere Laubblätter vorhanden, der Hauptstamm ist blattlos wie bei pinnatum.

Die, wie überall, in $^2/_5$-Spirale stehenden Laubblätter sind zweimal zuweilen auch nur einmal dreigeteilt, die Teilblättchen oft breiter als lang (so z. B. 20 mm breit, 18 mm lang), ihre Dicke ist sowohl in der Jugend wie im Alter recht gering (wenigstens bei den allein gemessenen Culturexemplaren); ich fand nie mehr als 0,13—0,15 mm. — Pflanzen, die ich von den natürlichen Standorten gesammelt sah, hatten auch festere und dichtere Blätter.

Die Höhe der ganzen Pflanze kann die von E. alpinum übersteigen. So hatte ein Exemplar des Münchner Herbars eine solche von 67 cm!

Von den Blüten ist zu bemerken, dass die Zahl der Kelchblattkreise variieren kann: BENTHAM-HOOKER geben 4—5, andere nur 2—3 an. — Petalen und Stamina sind, wie die 3-zählige Blüte erwarten lässt, in 6-Zahl da, bei ersteren fehlt der »Sporn«. Das Nectarium liegt, worauf CITERNE schon hinwies, einmal in der Mitte »à la place de la fossette« an einer scharf umgrenzten Stelle, außerdem zeigt sich ein gleiches Gewebe noch an den beiden Seiten der Petalen. — Vancouveria wächst in feuchten Wäldern Californiens und der Insel Vancouver in der Nähe des Meeres[1]).

Alle anderen Epimedium-Arten sind gerontogäisch, sie erstrecken

1) Eine ganz nahe verwandte Species, die sich möglicherweise nur als Varietät herausstellt, ist von CALLONI (109) als Vancouveria planipetala beschrieben worden. Sie unterscheidet sich von V. hexandra außer durch die sehr behaarten Blattstiele und den Mangel von Drüsenhaaren an Bracteen und Kelchblättern vor allem durch die »flachen« Petalen. — Sie wächst in schattigem Gebüsch bei St. Francisco.

sich über ganz Mittel-Asien (häufiger im japanisch-chinesischen Gebiet, nur eine Form: E. elatum im Himalaya) durch Iran und die Kaukasusländer nach Europa, mit einer Art, wie wir sahen, auch nach Nordafrika hinein.

5. Leontice.

a. Leontice Leontopetalum L.

Die Keimung der Samen braucht ziemlich lange Zeit, wie wir es auch bei Berberis und Mahonia sahen. Die dickfleischigen Cotyledonen, die im Samen in einander gefaltet sind, breiten sich schon während des Herausziehens aus dem Samen flach aus (s. a. Klebs 19 p. 607). Sie sind länglich-eiförmig, etwa 15 mm lang, 5 mm breit; sie bleiben im ersten Jahre die einzigen Assimilationsorgane, so weit ich nach zwei Keimpflanzen urteilen darf.

Die Wurzel besitzt, worauf auch Klebs (p. 598) hinweist, anfangs nur sehr wenige Wurzelhaare; in einer Correlation scheint damit zu stehen, dass ihr Wachstum sehr schnell verläuft. Bei einer Länge von 12 cm sah ich noch keine Anlage einer Nebenwurzel.

Die Entwickelung zur erwachsenen Pflanze kann ich aus Materialmangel leider nicht angeben. Besprechen wir daher gleich das fertig ausgebildete Gewächs:

An Stelle des kriechenden Rhizoms von Epimedium tritt eine Knolle, die etwa 10 cm breit, 12 cm lang, 8 cm dick ist. Wir sehen auf ihrer nach oben gekehrten Seite zahlreiche in $^2/_5$-Spirale stehende Schuppenblätter, aus deren Achseln häufig die oberirdischen Sprosse hervortreten. Die Wurzeln entspringen unterhalb von ähnlichen Bracteen von der unteren Hälfte ziemlich unregelmäßig. Wo keine Niederblätter entwickelt sind, findet sich die Knolle mit einer dichten Korkschicht bedeckt.

Die Knolle besitzt im oberen Teile nur wenig parenchymatisches Gewebe, der vielmehr fast ganz von den zahlreichen, unter einander sich mannigfach verschlingenden Gefäßbündeln eingenommen wird. Letztere sind umgekehrt nur in geringer Zahl im unteren Teile, der vermöge seiner dicht mit Stärke angefüllten Zellen als Speicherungsorgan gilt[1]).

Eine besondere Tiefenlage scheint für ein gutes Fortkommen von Leontice nicht notwendig zu sein, doch sind wohl die flach gepflanzten Exemplare besser daran als die tiefer liegenden, da hier der oberirdische Stamm ein weiteres Stück in der Erde zurückzulegen hat, bis er dieselbe durchbricht. Eine Regulation durch Bewegung der Knolle oder der Wurzeln ist jedenfalls nicht vorhanden.

Betreffs letzterer fällt übrigens auf den ersten Blick auf (s. a. Areschoug 60), dass stets einige direct nach oben gehen und im Gegensatz zu

1) Die Knollen enthalten Saponin und werden im Orient als Seife verwendet.

Epimedium auch ziemlich straff sind. Da mir nur eine einzige gut ausgetriebene Knolle zur Verfügung stand[1]), konnte ich natürlich keine größeren Experimente machen.

Die Winterknospen haben ihre Glieder in $^2/_5$-Spirale angeordnet; auf die Niederblätter folgen entweder nur eine Anzahl Laubblätter und der Vegetationspunkt wächst nicht weiter aus, oder aber außer den ersteren ein Stamm, der mit einer Inflorescenz abschließt und mehrere Laubblätter in verschieden hoher Insertion besitzt. Das Sympodium wird fortgesetzt aus der Achsel des obersten Niederblattes[2]), also wie bei Epimedium.

Die Sprosse und Blattstiele sind bei Sprengung der Knospe gekrümmt und treten zum besseren Schutze der Teilblättchen so durch die Erde. Zum Unterschiede von Epimedium erfolgt die Krümmung aber nicht mehr unter dem Schutze der Tegmente, sondern erst nach dem Auseinanderweichen derselben an der Spitze[3]).

Der Stamm, der eine Höhe bis $^1/_2$ m und mehr erreichen kann, ist etwas abweichend von Epimedium; einmal zeigt gleich der Habitus an, dass Leontice an anderen, sonnigeren und trockneren Standorten wächst, dann bieten sich auch in anatomischer Hinsicht anscheinend erhebliche Differenzen. So fehlt gleich der Sklerenchymring und dann sind die Gefäßbündel nach Monocotylenart angeordnet. Den genaueren Verlauf wollen wir erst bei Podophyllum besprechen, wo wir ähnliches finden werden, da bei Leontice wegen Materialmangels eingehenderes nicht festgestellt werden konnte. Baillon (3) macht genauere Angaben; zu bemerken ist, dass die äußersten kleinen die jüngsten Gefäßbündel sind, deren Citerne im ausgewachsenen Stamm insgesamt gegen 100 gefunden hat.

Die Blätter, deren Wachstum wie bei Epimedium im Gegensatz zu Mahonia cymös-eoclad ist, und deren Knospenlage genau das gleiche Verhalten mit der starken Rollung der Blattränder aufweist, sind oft nicht mehr als 2-fach deutlich gefiedert[4]); oft findet sich anstatt der Fiederung überhaupt nur Lappung. Besonders an den Stengelblättern, die sich schon durch den kurzen Stiel von den grundständigen unterscheiden, ist die Fiederung oft ganz unregelmäßig. So sind die Seitenfiedern zweiter Ordnung häufig sehr asymmetrisch, die correspondierenden Fiedern oder Lappen stehen sich durchaus nicht gegenüber. Einzelne sind auch zuweilen unter-

1) Von den i. g. 5 aus Erfurt bezogenen Exemplaren, war nur ein einziges (!) ausgetrieben.

2) So wenigstens nach Citerne, der gerade hier auf die Achselknospe näher eingegangen ist, trotzdem er bei anderen Gattungen fast nirgends sonst Angaben gemacht hat, wie das Sympodium fortgeführt wird. — Die einzige bei uns ausgetriebene Knolle trug keine Inflorescenz.

3) Dabei sind die ganzen Blättchen meist dunkelrot gefärbt.

4) Um noch die Stipeln zu erwähnen, mag gesagt sein, dass sie auf mächtigen blasig aufgetriebenen Scheiden zu beiden Seiten des Blattstiels als »stipulae laterales« ausgebildet sind.

drückt, wie z. B. an der mittleren Fieder zweiter Ordnung das nach oben zu gelegene dritter Ordnung (wenigstens scheinen mir Herbarpflanzen dies zu zeigen). Häufig haben auch die oberen Stengelblätter, aus deren Achseln übrigens Inflorescenzen entspringen können, nur die Endfieder schön entwickelt, während die seitlichen sehr klein geblieben sind, ja nicht einmal die Länge des Endblättchenstieles erreichten. Das am Stamme folgende Blatt kann aber die Seitenfiedern wieder gut entwickelt haben; eine gesetzmäßige Reduction ist somit nicht vorhanden[1]).

Die Structur der Blätter weicht aus biologischen Gründen sehr von denen von Epimedium ab. Sie sind dick und fleischig, im Durchschnitt 0,32—0,35 mm dick, wovon etwa 0,28—0,30 auf das Assimilationsgewebe fallen; die Stomata sind auf Ober- und Unterseite in ungefähr gleicher Anzahl, nur gegen 60 auf 1 qmm, also überaus gering.

Eine »Randleiste« fehlt fast ganz; im Hauptnerven kommt auch nur ein Gefäßbündel vor, im übrigen ist die Nervatur mit den bisher besprochenen Gattungen übereinstimmend. — Wasserbenetzbarkeit ist vorhanden.

Der Blütenstand, der terminal steht und außerdem noch axillär aus Stengelblättern hervorgehen kann, wird von uns am besten wieder als einfaches oder zusammengesetztes, oft ziemlich lockeres, Pleiochasium aufgefasst. Vorblätter fehlen. Die Blüte ist nach der allgemeinen Ansicht nach der Berberideenformel $K3+3\ C3+3\ A3+3\ G1$ gebaut, Citerne versucht sie jedoch auf die Formel $K2+2^2\ C2+2^2\ A2+2^2\ G1$ zurückzuführen. Mir stand lebendes Material für die Blüten leider nicht zur Verfügung. Ich musste mir daher mit Herbarmaterial helfen, dass ich nach Pfitzer[2]) in folgender Weise präparierte: Ich legte die Blüten zunächst für einige Stunden in absoluten Alkohol, dann einige Zeit in Ammoniak, wodurch die Blütenteile ihre natürliche Lage nach Möglichkeit zurückerlangten und darauf zur Härtung in etwa 50 % Alkohol, den ich schließlich durch 70 %igen ersetzte. Auf diese Weise wurde die Nervatur sehr deutlich. Es ergab sich mir als Resultat ein Verhalten der allein als Schauapparat entwickelten Kelchblätter, das als eine starke Stütze für Citerne's Ansicht bezeichnet werden muss und das von ihm nicht erwähnt wird.

Von den 6 einzelnen Blättern sind 4 nämlich etwas unsymmetrisch und zwar stehen diese im liegenden Kreuz. Wie unsere Fig. 12 zeigt, sind sie zwar ebenso wie die beiden symmetrischen rechts und links stehenden oben etwas ausgebuchtet, aber diese Ausbuchtung ist von der Mitte bei den links stehenden etwas nach rechts, bei den rechts stehenden etwas nach links verschoben. In jedem Blatt findet sich ein Mittelnerv und jeder-

---

1) Eine Articulation fehlt dem Blatte.

2) Morphologische Untersuchungen über die Orchideenblüten, Heidelberg 1886.

seits ein sich schon an der Basis abzweigender und auch meist wieder dicht über derselben sich verästelnder Seitennerv. Der Mittelnerv ist sofort daran kenntlich, dass er wie auch bei den anderen besprochenen Gattungen unverzweigt ist[1]). Die Verzweigungen der Seitennerven sind bei den asymmetrischen Blättern nun verschieden der Art, dass auf der inneren Seite entweder zwar ebensoviele vorhanden sind als auf der äußeren und diese nur enger zusammenrücken, oder aber, und dies ist der häufigere Fall, ist innen die Verästelung viel schwächer als außen. — Eine solche Verteilung der Nervatur in den Blumenblättern wäre bei den gewöhnlich angenommenen dreizähligen Diagrammen nicht zu erklären. Dazu käme noch die Bemerkung Citerne's, die ich leider bei dem Herbarmaterial nicht genau nachprüfen konnte, dass die beiden seitlichen Blätter etwas tiefer inseriert sind als die vier anderen.

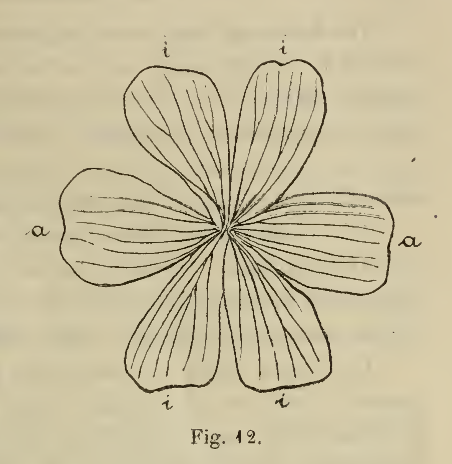


Fig. 12.

Der innere Kreis der Sepalen kann zuweilen noch weitere Fiederung zeigen, so sah ich an einem bei Athen gesammelten Exemplare ein Blatt mehr, also 7 im ganzen (Bentham u. Hooker (108) geben 6—9 sogar an). — Die Petalen sind sehr viel kleiner als die Kelchblätter, oft nicht über 1 mm lang, dick und mit Nectarien am oberen Rande versehen. Ihre Form ist ziemlich dieselbe wie die bei den beiden vorhergehenden Cyklen, nur die Einbuchtung am oberen Rande tiefer und die Asymmetrie der Blätter weniger deutlich.

Die mit Klappen aufspringenden Antheren bieten nichts besonderes; der einfächerige Fruchtknoten zeigte eine dorsale Furche, eine ventrale, die bei Epimedium außerdem noch vorhanden war, fehlt. — Der Griffel ist kurz, die Narbe zweilappig; die mit einem sehr langen Funiculus versehenen Samenknospen entspringen zu 4—5 von der Basis der Ventrallinie.

Die Frucht ist eine dünnwandige, etwas »aufgeblasene« Kapsel, die, rein äußerlich betrachtet, den Früchten von Lunaria nicht unähnlich sieht. — Das Endosperm ist im reifen Samen eigenartig nierenförmig eingebogen.

Leontice Leontopetalum wächst in Getreidefeldern des Orients als eine der ersten Frühjahrspflanzen zusammen mit Agrostemma Githago,

---

1) Wo zuweilen Verzweigungen vorkamen, waren sie überaus gering nur gegen die Spitze zu.

also wie man sieht, auf sehr trockenem Boden. Darauf deutet auch ihr ganzes biologisches Verhalten hin. Vom Orient verbreitet sie sich ein wenig östlich, westlich dringt sie sogar bis Tunis und Süd-Frankreich vor.

b. Leontice altaica Pall.

Die Keimung zeigt eine originelle, von der Mehrzahl der Dicotylen abweichende Erscheinung, die schon von Bernhardi (61) 1832 beschrieben wurde. Wie bei L. Leontopetalum werden im ersten Jahre nur die beiden Cotyledonen entwickelt. Ihre Stiele sind mit einander verwachsen; bei ihrem Absterben tritt das erste Laubblatt durch eine am Grunde sich bildende Spalte, wobei die ursprünglichen Stiele sich wieder trennen [1]).

Die erwachsene Pflanze bietet eine Reihe Verschiedenheiten von L. Leontopetalum. — Schon bei der Ausbildung des unterirdischen Stammes zeigen sich Differenzen, da hier nur der untere Teil zur Knolle angeschwollen ist, der obere im Aussehen völlig einem Rhizom gleicht.

Die ganze Achse ist bedeutend kleiner als bei der erst besprochenen Species, etwa von der Größe einer Walnuss. Citerne macht darauf aufmerksam, dass das anfangs frei aufgerichtete Rhizom bald in einer kleinen Versenkung der Knolle liegt, weil letztere mit Ausnahme der nächsten Umgebung des Rhizomteiles ziemlich rasch wächst. Dieses Wachstum geht hauptsächlich in horizontaler Richtung vor sich und wird so mit dem Alter allmählich die Form einer flachen Scheibe entstehen.

Die Bracteen stehen in $^1/_3$-Spirale, der aus dem Boden tretende Stamm ist gekrümmt wie auch bei L. Leontopetalum. Fig. 13 zeigt uns näher die Lage der Winterknospen, nachdem sich während des Vorjahres nur ein Laubblatt B entwickelt hatte. Das Wachstum geht zuweilen, wie ich nach zwei Exemplaren, die ich erhalten hatte, annehmen darf, ungemein langsam vor sich; wenigstens waren ein paar Laubblätter, die sich schon im Frühjahr 1901 aus der Knospe befreit hatten, im April 1902 noch immer nicht völlig ausgebreitet. Dabei schien die Pflanze durchaus nicht krank zu sein.


Fig. 13.

Abweichend von L. Leontopetalum ist sodann die Anordnung der Gefäßbündel im Stamm, da diese hier ähnlich wie bei Epimedium nur in zwei in einander greifenden Kreisen stehen und »markständige« durchaus fehlen.

Auch die Blattgestalt ist eigenartig, da die Fiedern zweiter Ordnung hier 4—5-fach handförmig geteilt sind; die Nervatur der Teilblättchen wird mitunter fast parallelnervig, dabei entfernen sich die Seiten- vom Hauptnerven meist schon in der Nähe der Basis.

1) Über das Vorkommen bei anderen Pflanzen vergl. Klebs (19), Lubbock (41). L. vesicaria verhält sich wie L. altaica.

Blattdicke und Spaltöffnungsanzahl ist ungefähr wie bei L. Leontopetalum. So zählte ich an einer Form (als L. altaica Pall. β. Odessana Fisch. bezeichnet) nur ca. 80 auf 1 qmm. Trotzdem war diese Pflanze, wie das beigefügte Etikett besagte, »in vallibus humidis et umbrosis« gewachsen. Dass der gewöhnliche Standort aber sonnig und trocken auch hier ist, ist aus De Candolle (110) zu entnehmen (»In apricis montium Altaicorum Sibiriae«).

Der Blütenstand ist niemals so locker wie bei L. Leontopetalum; die Stellung der Nectarien an den Petalen ist auch etwas abweichend, da sie nach dem Grunde zu liegen.

Die Kapsel zeigt darin eine charakteristische Eigentümlichkeit, dass sie schon lange vor der Reife der Samen zum Teil zerstört ist.

Das Verbreitungsgebiet von L. altaica geht vom nördlichen China und den Amurländern durch Südsibirien und Turkestan bis zum Schwarzen Meer und in die Nähe des Dniepr. Stellenweise tritt die Pflanze in großer Menge auf.

Leontice Alberti Regel, L. darwasica Regel, L. Eversmanni Bunge, L. minor Boiss. und L. vesicaria Willd. wollen wir übergehen, aber ein wenig näher auf zwei Arten eingehen, die in mancher Hinsicht von den übrigen Species sich unterscheiden und auch schon zu Vertretern besonderer Gattungen gemacht wurden. Es ist dies zunächst:

c. Leontice chrysogonum L. (= Bongardia Rauwolfii C. A. Mey).

Diese Pflanze weicht in 2 wesentlichen Punkten von den bisher besprochenen Arten ab.

Einmal sind die Blätter nur einfach gefiedert (6—8 Paare, ja selbst 10, und eine Endfieder). Jede Fieder hat dann eine Anzahl Einschnitte am Rande, die, wie mir Exemplare des Berliner Herbars zeigten, bis zur Blattspindel gehen können. Das ganze Blatt erreicht eine große Länge (ich sah solche z. B. bis zu 22 cm lang). Nach Citerne entwickelt es sich im Gegensatz zu L. Leontopetalum und L. altaica, aber übereinstimmend mit Mahonia, von unten nach oben, also racemös eoclad. Ebenso wie die letzterwähnte Gattung hat auch L. chrysogonum das unterste Blattpaar oft in größerer Entfernung von den oberen stehen, als diese es unter einander thun. Auch ist die Größe geringer (an einem Exemplar des Münchner Herbars 12:9 gegenüber 25:20 der oberen), und die Blättchen stehen sich oft nicht genau gegenüber.

Die zweite Abweichung von den anderen Arten der Gattung ist die, dass die Blüte, bei der übrigens hier Vorblätter vorhanden sein können, typisch 3-zählig ist. Doch sollen auch rein 2-zählige vorkommen.

Die übrigen Merkmale, von denen noch hervorgehoben werden mag, dass die 6—8 Samenknospen einen Funiculus besitzen, der oft zweimal

so lang als das Ovulum selber ist, und dass die Frucht zur Zeit der Reife geschlossen ist, mögen, als für unsere Fragestellung von weniger Wert, bei Citerne nachgesehen werden.

L. chrysogonum ist eine kleinasiatische, nördlich bis zum Kaukasus, östlich bis Afghanistan reichende Pflanze.

Noch weiter als Bongardia entfernt sich von den zuerst besprochenen Species der Gattung

d. Leontice thalictroides L. (= Caulophyllum thalictroides Michx.).

Gleich die Ausbildung der unterirdischen Achse weicht sehr von den Leontice mit »Knollen« ab; hier haben wir nämlich ein Rhizom, ähnlich dem der Epimedium-Arten. Es ist nur sehr viel stärker verästelt und dicker, auch sind die Sympodialglieder sehr kurz, so dass die Narben der in den Vorjahren abgestorbenen oberirdischen Sprosse dicht auf einander folgen[1]). Eine recht große Anzahl von verästelten Wurzeln heftet die Pflanze im Boden fest, wobei die Länge einzelner Wurzeln 20 cm erreicht. — Die Anordnung der Winterknospen am Ende der Rhizomäste ist wie bei Epimedium (Länge gegen 2 cm kurz vor Austreiben des eingeschlossenen Stammes); außerdem entwickeln sich regelmäßig noch Reserve-Winterknospen aus den Achseln der Schuppenblätter früherer Jahre an älteren Teilen der Pflanze.

Die Knospen brauchen 3 Jahre bis zur völligen Fertigstellung ihrer Teile (s. a. Nilsson 81), im Gegensatz zu den 2 Jahren von Epimedium.

Die Bracteen stehen regelmäßig zweizeilig; die beiden letzten sind rein weiß und reich an Reservestoffen. Jede von ihnen enthält eine Achselknospe, die sich also genau gegenüber stehen. Die nach außen zu gewandte viel größere, in der Achsel des innersten Niederblattes, ist wie bei Epimedium bestimmt, das Sympodium fortzuführen (sie treibt normal aber kein Blatt proleptisch aus wie dort), während die nach innen zu stehende, kleinere Knospe des vorhergehenden Niederblattes nur als Reserveknospe fungiert. In den älteren Knospen sah ich die beiden innersten Bracteen ein klein wenig von der Mediane verschoben, ebenso die darauf folgenden stengelständigen Laubblätter. Doch war diese Verschiebung nur überaus gering und dürfte auf kleine Wachstumsunregelmäßigkeiten zurückzuführen sein.

Der oberirdische Stamm erinnert in seinem Habitus an Epimedium (Section Phyllocaulon), erreicht auch ungefähr dieselbe Höhe. — Die Gefäßbündel liegen unter einem ziemlich geschlossenen Sklerenchymringe; ihre Anordnung ist ähnlich wie bei Epimedium, nur tritt eine Sonderung

---

1) In größerer Tiefe gewachsene Rhizome haben oft die letzten Sympodialglieder steil nach oben gerichet.

in zwei Kreise schärfer hervor, auch liegen unter den kleineren Bündeln meist in einen zweiten Ring gelagert, doch so, dass sie noch immer in den oberen eingreifen, noch weitere Bündel. Citerne's Angabe scheint mir daher eine nicht ganz richtige Vorstellung zu erwecken, wenn er sagt: »les faisceaux inégaux..sont disposées sur un seul cercle«.

Die Blätter, deren Knospenlage genau wie bei L. Leontopetalum oder Epimedium ist, haben einen ungemein kurzen Stiel (in der Knospe kurz vor Sprengung der Hüllen ist er oft noch gleich Null); sie teilen sich somit fast dicht an der Basis in 3 recht langgestielte Fiederblätter 1. Ordnung. Diese zeigen im Gegensatz zu L. Leontopetalum eine deutliche Articulation an ihrer Ansatzstelle. Nur bei den schwächeren Blättern tritt eine Krümmung der Stiele beim Durchbrechen des Bodens ein; alle stärkeren, ebenso wie der event. vorhandene Hauptstamm bleiben ungebeugt. Es ist dies ein wesentlicher biologischer Unterschied von den bisher besprochenen Pflanzen.

Die Zahl der Fiederblättchen ist die größte, die wir bis jetzt kennen lernten, da fast alle 3. Ordnung noch ausgebildet sind und sich durch Einschnitte auch noch weitere Neigung zur Fiederung bemerkbar macht[1]). Als ganzes genommen, ist das Blatt durchaus symmetrisch, die seitlichen Fiederblätter 2. Ordnung sind dagegen schon asymmetrisch, da meist die nach innen zu gelegenen Hälften schwächer entwickelt sind als die äußeren. Diese Asymmetrie geht noch weiter, wenn wir die einzelnen Fiedern 3. Ordnung betrachten, von denen nur jedesmal die mittelsten genau gleiche Hälften haben. Wenn Citerne aber sagt: »on observe dans les groupes des folioles non terminaux, des inégalités des folioles latérales entre elles, en raison du développement beaucoup moindre de celle qui regarde le groupe terminale«, so dürfen wir diesem Satze nicht in allen Fällen beipflichten. Ich sah zuweilen auch gerade die oberen Hälften der Fiederblätter reicher entwickelt als die unteren. Ich verweise für diese Fälle auf Göbel (14 p. 106), der betont, dass wir mit einer so groben Beeinflussung, wie sie etwa noch De Candolle und Hofmeister haben annehmen wollen, nicht rechnen dürfen. Wahrscheinlich dürfte die gegenseitige räumliche Beeinflussung der Teile in der Knospe auch solche »abnorme« Fälle erklären. Auch in der neuesten Arbeit von Nordhausen (82) findet sich für solche zufällige Abweichungen keine Erklärung.

Die Blattnervatur schließt sich enger an L. Leontopetalum an als die Form. — Zu bemerken ist dabei, dass, wo in den Foliolis die Lappen, die wir eben erwähnt haben, sehr stark entwickelt sind, die Seitennerven schon an der Basis des Blättchens entspringen; es giebt weiterhin alle Übergänge zu dem Verhalten, dass in nur schwach gebuchteten Fiedern dieselben den Hauptnerv erst direct vor der Spitze verlassen.

---

1) Weniger Fiederblättchen hat die als »var. robustum« am Amur wachsende Form. Auch kommt es hier nie zur Lappenbildung, höchstens sehen wir eine schwache Einbuchtung am oberen Rande.

Besondere mechanische Elemente sind nur schwach ausgebildet; eine Randleiste fehlt wie bei L. Leontopetalum. Die Blätter gehören zu den dünnsten der ganzen Familie; an Exemplaren des Heidelberger Gartens maß ich die Breite auf 0,1—0,13 mm durchschnittlich, davon kamen 0,09—0,11 auf das Assimilationsgewebe.

Die Stomata liegen etwa zu 90 auf 1 qmm allein auf der Unterseite; die Angabe Citerne's (»face supérieure«) ist wohl auf einen Druckfehler zurückzuführen. Die Blätter sind durch eine dicke, violett-bläulich aussehende Wachsschicht im Gegensatz zu denen von L. Leontopetalum unbenetzbar.

Der Blütenstand ist terminal, außerdem kann noch ein weiterer axillär aus einem oberen Laubblatt entspringen. Wir haben auch hier wieder ein Pleiochasium, die Glieder in $^2/_5$ Spirale angeordnet.

Besondere Vorblätter können wie bei Bongardia der Blüte vorangehen; auch das Diagramm ist wie bei der ebengenannten Section typisch 3-zählig. — Die beiden Kelchblattkreise, vor allem der innere, sind als Schauapparat entwickelt; die Petalen, die noch kleiner und fleischiger sind als z. B. bei L. Leontopetalum (so sagt Eichler (31) von ihnen, sie seien »auf nectarienartige Schüppchen reduciert«), tragen ihre Nectarien am oberen Rande.

Die Nervatur der Kelchblätter ist wieder die, soweit wir bis jetzt sahen, für die ganze Familie typische: ein unverzweigter Mittelnerv und 2 verästelte (worunter 1—2 jedes Mal besonders starke) Seitennerven. Zuweilen war ein Seitennerv auch mit dem Mittelnerv am Grunde verschmolzen. — Bei den Petalen sind die 3 Nerven alle am Grunde vereint und bleiben auch eine ganze Strecke lang — in dem unteren verschmälerten Teile des Blattes — zusammen. Dann trennen sie sich und verhalten sich wie in den Kelchblättern. Den Mittelnerv sah ich nur noch an seinem oberen Ende durch leichtes Divergieren der einzelnen Gefäße verbreitert.

Die Stamina öffnen sich mit Klappen. Eine Zerteilung in viele Abschnitte ist von Citerne beobachtet. Es fanden sich nämlich einmal »une soixantaine d'étamines plus ou moins bien conformées et disposées en quatre groupes«.

Der Fruchtknoten, der in der eben erwähnten monströsen Blüte auch 4 Carpellblätter zählte, ist gewöhnlich natürlich aus einem gebildet; er besitzt zwei grundständige Samenknospen und verhält sich im übrigen wie bei L. Leontopetalum.

Vorhanden sind wie überall bei den Berberidaceen 2 Integumente[1]); davon ist das äußere sehr mächtig, das innere nur wenige Zellschichten dick. Von letzterem erstreckt sich in den reifen Samen eine Wucherung nach innen um den Embryo herum[2]).

1) Citerne (p. 155) hat nur ein Integument gesehen.

2) Baillon (1, p. 278) hat diese Falte als »inneren Arillus« bezeichnet, von Citerne wurde bereits auf das Unzweckmäßige dieses Namens hingewiesen.

Das anfangs gerade Endosperm ist wie bei L. Leontopetalum später gekrümmt. Die sehr dünne Carpellwandung wird ähnlich wie bei L. altaica, nur viel früher, durch das starke Wachstum der Samenknospen lange vor der Reife zerstört (eine gute Abbildung davon z. B. bei Le Maout und Decaisne 20).

Blütenbiologisch wäre vielleicht noch auf eine Angabe von Robertson hinzuweisen, wonach Autogamie normal nicht vorkommt, die Befruchtung durch verschiedene Hymenopteren, Dipteren und Coleopteren vermittelt wird (Bot. Gazette XXII 1896 ref. B. J. 1896 I p. 149).

L. thalictroides ist stark berberinhaltig, enthält daneben im Rhizom, wie L. Leontopetalum, auch Saponin. Im Volksmunde wird sie als »Pappooseroot« oder „Blue Cohosh« bezeichnet.

Die Pflanze wächst in den östlichen Vereinigten Staaten (Pennsylvanien, Ohio, Illinois, Kentucky, Missouri), ferner in einer etwas abweichenden Form (»fr. robustum«) in Nippon und den Amurländern. Dazwischen scheint sich kein Standort zu befinden. Swezey (127) betont z. B. besonders, dass L. thalictroides als östliche Art in den Waldgürtel des Missouri eindringt. — Wir werden in unserer geographischen Zusammenfassung am Schlusse der Abhandlung auf Gründe dafür einzugehen haben.

6. **Ranzania japonica T. Ito.**

Eine genauere Untersuchung der Pflanze war unmöglich, weil nur 2 getrocknete Exemplare aus dem Petersburger Herbar, wohl die einzigen in Europa, zugänglich waren.

Der Stamm hat ein Aussehen wie bei Epimedium, auch findet sich in einem der obersten Niederblätter an seinem Grunde eine Achselknospe, die ein Blatt proleptisch austreiben kann. In dem von mir gesehenen Exemplar war es allerdings nur wenig entwickelt.

Die Höhe der Pflanze maß ich auf 50 cm, davon kamen 26 cm auf den Stamm bis zur Insertion der beiden vorhandenen Blätter. Der Bau schließt sich ganz an Epimedium oder gewisse Leontice-Arten an: wir haben 2 Kreise fast völlig in einander eingreifender Gefäßbündel und einen geschlossenen, einige Zellschichten von der Epidermis wie vom Gefäßbündelteile entfernt liegenden Sklerenchymring.

Die beiden in ungefähr gleicher Höhe am Stamme inserierten Laubblätter scheinen sich, wie aus einer Notiz von T. Ito (118 p. 302) hervorgeht, erst nach der Blüte besonders kräftig zu entwickeln. Die Form erinnert an die von Epimedium. Das Blatt ist aber nur einmal dreigeteilt, jedes Teilblättchen lang zugespitzt, nur das mittelste von ihnen ist wieder symmetrisch, die Seitenblättchen dagegen haben eine bedeutend kleinere nach innen zu gelegene und eine größere nach außen sehende Seite Die Nervatur ist auf letzterer weit entwickelter als auf der ersteren.

Eine »Randleiste« ist nur überaus schwach vorhanden. Wir haben hier einfach verdickte Zellen, ohne dass ein Gefäßbündel wie bei Epimedium dem ganzen Rande parallel läuft. Das Blatt ist ungemein dünn; etwa wie L. thalictroides.

Etwaige Stipulae am Grunde des Blattes können nur sehr schwach

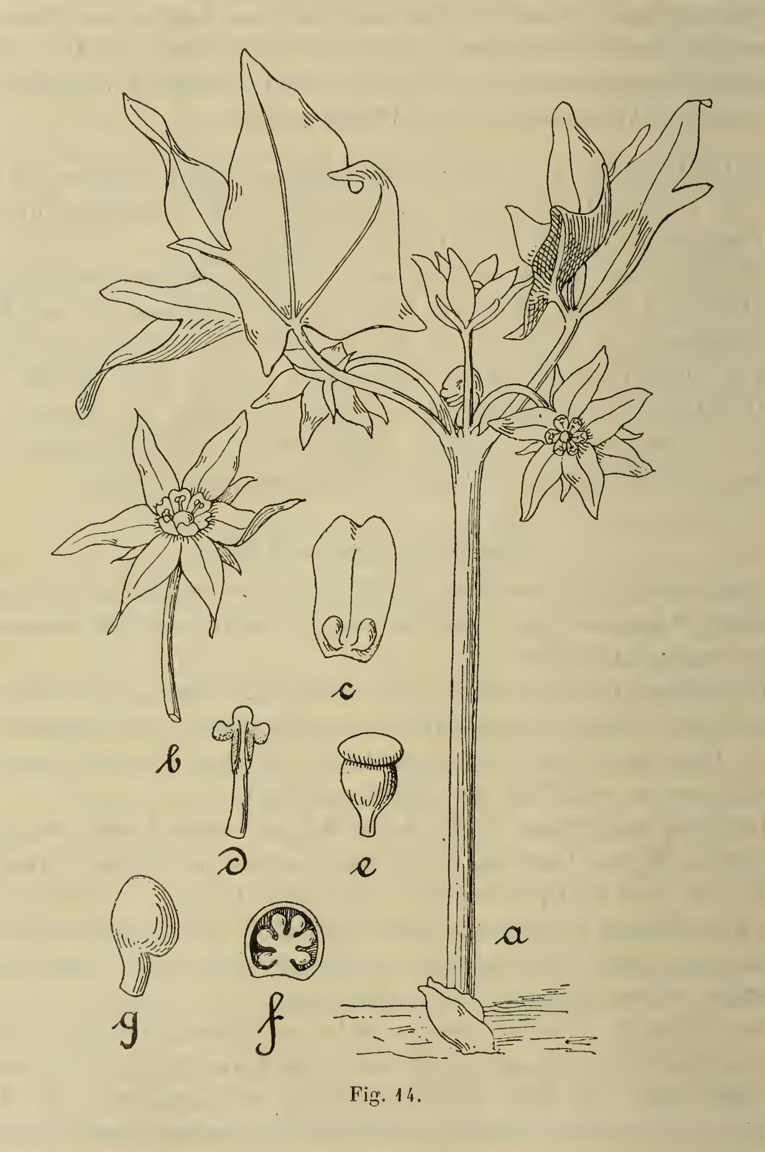


Fig. 14.

ausgebildet sein; an den beiden Exemplaren konnte ich sie nirgends deutlich constatieren.

Der terminale Blütenstand trägt mehrere langgestielte in einer (Schein)-Dolde angeordnete Blüten. Das Diagramm lautet (nach Engler (8) und

Ito (118); ich selbst kann näheres nicht angeben, da an den beiden Petersburger Exemplaren keine Blüten waren)

$$K3+3+3\ C3+3\ A3+3\ G1$$ [1]).

Von den Kelchblättern ist der äußerste Kreis klein und grün, die beiden inneren kronenartig entwickelt und von blasslila Farbe. Es folgen die 3+3 Petalen mit deutlich vorhandenen Nectarien; das Aussehen der Kronblätter erinnert an das bei Leontice.

Die Stamina öffnen sich durch Klappen wie überall, der Fruchtknoten ist eiförmig mit großer sitzender Narbe; Samenknospen sitzen zahlreich an der Ventrallinie. Die Frucht ist eine Beere.

Eine ganze Reihe von für die systematische Stellung der Ranzania wichtigen Fragen bliebe noch zu untersuchen — und möchte ich dieses den japanischen Botanikern zur Beachtung empfehlen. So kämen in Betracht namentlich das Stellungsverhältnis der Bracteen zu einander, die Knospenlage der Fiederblättchen, das Heraustreten der Blätter aus der Erde, die Nervatur der Kelch- und Blumenblätter etc., vor allem aber wäre auch mit Sicherheit anzugeben, wie das Sympodium sich fortsetzt.

Ranzania wächst nur in Japan in einem Gebirgswalde auf Nipon (Togakushi prov. Shinano). In Europa wird sie wohl nirgends cultiviert.

7. Achlys triphylla DC.

Das Rhizom hat dünne und lange Internodien mit relativ wenigen Wurzeln, die unter den in $^2/_5$ Stellung befindlichen Bracteen entspringen. Wir haben in ihnen rindenständige Bündel, die wir bis jetzt noch nirgends fanden. Sie kommen aus den Bracteen und laufen in der Achse dem Gefäßbündelringe ungefähr parallel. Eine Vereinigung dieser corticalen Bündel mit letzterem erfolgt nicht, worauf schon Citerne hinweist. Die Korkbildung erfolgt sehr tief innerhalb der corticalen Bündel im Gegensatz zu den später zu besprechenden Podophyllum und Diphylleia.

Die Winterknospe ist ca. 1 cm lang und ziemlich spitz; sie wird von einer Anzahl Niederblätter gebildet, ich zählte gegen 6 bis mehr, die in $^2/_5$ Spirale stehen. (Einige schwächere Knospen hatten die Bracteen dagegen in $^1/_2$ angeordnet.)

Wie bei Epimedium befindet sich in der Achsel des obersten Niederblattes, das allein als Reservestofforgan dient, rein weiß ist und den ganzen Stamm umschließt, eine große Knospe; außerdem stehen noch kleinere, die sich selten entwickeln, in den unteren Bracteen. Nach Calloni (29)

---

1) Auf einer Aquarellzeichnung aus dem Petersb. Herbar waren vier Kelchblattkreise angegeben. — Unsere Fig. 14 ist eine Reproduction aus dem nämlichen Herbar, die ich mit gütiger Erlaubnis von Exc. Fischer v. Waldheim geben darf, nur habe ich mir erlaubt, insoweit eine Correctur anzubringen, als nach allen Berichten nur zwei Laubblätter, und nicht drei wie auf jenem Bilde, am Stamme vorhanden sind.

sollen nun einige Laubblätter folgen, und in der Achsel der größten sich eine Knospe befinden, die das Sympodium fortsetzt (p. 26. »La gemma fogliare sviluppasi sul rizoma, all ascella del residuo basilare d'una foglia dell'anno precedente«).

In Wirklichkeit verhält sich die Sache anders: Wir haben nur ein entwickeltes Laubblatt bei den blütentragenden Sprossen, nicht mehrere. Dieses ist aber mit dem Rücken dem Stamme zugewandt und zeigt an der entgegengesetzten Seite eine Achselknospe. Es ist demnach das Blatt wie bei Epimedium alpinum ein proleptisch ausgetriebenes des nächsten Jahres. Der Unterschied liegt nur darin, dass bei Achlys der Hauptstamm überhaupt kein Laubblatt trägt und demnach für die Assimilation allein das des nächstjährigen Sprosses in Betracht kommt.

Die Entwickelung der Blätter innerhalb der Winterknospe ist von Calloni näher studiert worden. Sie ist ganz normal, ein Blatthöcker bekommt zuerst 2 seitliche Auswüchse, aus denen die beiden Seitenfiedern des Blattes werden und etwas darunter 2, die die Stipulae darstellen, die sich aber nicht besonders groß ausbilden. Dicht oberhalb der Nebenblätter tritt am Blattstiele eine Articulation auf. Die Differenzierung der Laminarfiedern beginnt »sulla plaga laterale interna del cormo fogliaceo«. In der Knospenlage sind die Blätter nicht nach unten gekrümmt; nur das mittelste Fiederblatt ist median gefaltet und umfasst die etwas nach oben gerichteten Seitenfiedern, in 2 Fällen sah ich außerdem, wie alle 3 Blättchen in leichter Drehung zusammen umgewendet waren. Auf diese Weise wird in der Knospe eine möglichst »feste« Lage des Blattes, als ganzes betrachtet, erreicht, eine Stellung, die von Vorteil für den Heraustritt aus dem Boden ist. Denn nur bei ganz schwachen Blättern geschieht dieses so, wie wir es allgemein von Epimedium her kennen, dass nämlich der Blattstiel durch eine starke Krümmung die Spreite nach unten biegt.

Bei kräftigen Exemplaren tritt überall der Blattstiel aufrecht durch den Boden, höchstens mit einer kleinen Neigung unterhalb des Spreitenanfangs, und sorgt die »feste« oben besprochene Lagerung des Blattes, die so weit gehen kann, dass eine fast zuckerhutförmige Spitze entsteht, dafür, dass die zu durchbrechenden Erdpartien die Lamina nicht verletzen. Am Lichte werden zuerst die Faltungen ausgeglichen, so dass nur einfach das Blatt median zusammengelegt ist, dann klappt die Mittelfieder ihre beiden Hälften ein wenig nach außen und darauf folgen die beiden Seitenfiedern. Die ganze Spreite neigt sich dabei stets nach unten, um erst nach völliger Entfaltung sich horizontal auszubreiten. —

Der Hauptstamm, der gegen 40—60 cm hoch werden kann, und ähnlich wie die Blattstiele gebaut ist, zeigt einen geschlossenen Sklerenchymring, der sich fast dicht an die Epidermis anlehnt (nur eine Zellreihe Parenchym liegt gewöhnlich dazwischen). Ferner aber stehen die Gefäßbündel entweder in 2 Kreisen, die vollkommen von einander getrennt sind oder

in einander eingreifen. Ja es kann sogar besonders in dünneren Stämmen nur 1 Kreis vorhanden sein. — Die Blattform ist sehr variabel (T. Ito (117 p. 431 »A. triphylla foliis trifoliatis valde variabilia (sic!) est, aut parvis aut magnis et bene expansis, aut sinuato-dentatis, aut remote-lobatis«). Doch sah ich nie Blätter, deren Fiedern spitz waren; alle waren vielmehr abgerundet.

Die Seitenfiedern sind stets asymmetrisch und weicht ihre Nervatur daher auch von der der Endfieder stark ab (Fig. 15 *a* u. *b*). Die Randleiste ist nur sehr schwach entwickelt, ähnlich wie bei Ranzania. Stomata sind wie bei derselben Gattung nur relativ wenige auf der Unterseite (sogar nur ca. 30 [1]) auf 1 qmm). Die Blätter sind oberseits wasserbenetzbar, unterseits finden wir aber eine Wachsauflagerung. Beim Trocknen macht sich übrigens starker Coumaringeruch bemerkbar.

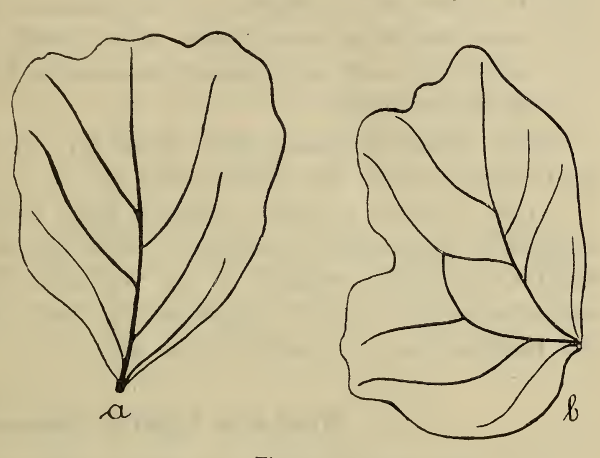


Fig. 15.

Der Blütenstand, der wieder terminal am Stamme steht, ist eine Ähre ohne irgend welche Hochblätter mit in $^2/_5$-Spirale angeordneten Blüten. Die einzelne Blüte zeigt im ausgewachsenen Zustande keine Spur eines Perigons. Doch sah Calloni im Jugendstadium »un anello biancastro che s'alza in rilievo dalla superficie rossiccia dell' asse e ricinge l'androceo, con il quale non ha aderenza di sorta« (Taf. IX. fig. 13, 14). Dieser Ring ist an seinem Rande gewellt und ist das rudimentär bleibende Perigon.

Stamina zählte ich in den von mir gesehenen Blüten immer 6, doch sollen auch mehr vorkommen, bis 9 [2]). Die Öffnung der Antheren erfolgt hier in etwas abweichender Weise wie bei einigen südamerikanischen Berberis-Arten (s. p. 638), dadurch, dass eine Art Übergang zu einem Aufspringen in 4 Klappen gegeben ist (ausführlich bei Calloni).

Der Fruchtknoten ist seitlich zusammengedrückt, der Griffel entweder fehlend oder sehr kurz. Wir haben nur eine grundständige Samenanlage,

---

1) Doch sind sie relativ groß, ihre Länge maß ich = 0,075 mm, bei Nandina z. B. nur = 0,02.

2) Die Überzahl entsteht nach Citerne nicht durch Fiederung der vorhandenen, sondern durch Bildung eines neuen Kreises, doch giebt er weder eine Figur noch näher Beschreibung. Mir scheint diese Angabe sehr der Bestätigung zu bedürfen..

was wir bis jetzt nirgendwo normal gefunden haben. Die Frucht ist eine Kapsel.

Blütenbiologisch ist Achlys auch von Calloni genauer untersucht worden (63). Wir haben nach ihm zu unterscheiden:

1. Die Blüten an der Basis der Ähre. — Die Stamina sind hier steril, Antheren fehlen oder sind ohne Pollen, das anatrope Ovulum ist zur Befruchtung fertig.
2. Die Blüten der mittleren Region. — Die Stamina sind fertil, die Samenanlage zur Zeit der Pollenreife noch nicht fertig ausgebildet: die Integumente überwölben nicht den Nucellus, im Embryosack fehlen noch einige Teilungen.
3. Die Blüten an der Spitze. — Die Antheren sind noch geschlossen, wenn die Blüten in der Mitte reifen Pollen besitzen. Die Samenanlage hat noch nicht einmal die anatrope Krümmung. Ein fertiger Embryosack fehlt.

Dass Selbstbefruchtung durch diese Art der Dichogamie vermieden wird, dürfte danach ohne weiteres klar sein.

Achlys wächst in ihrer typischen Form in schattigen Wäldern des westlichen Nordamerika (Californien); außerdem ist eine Var. japonica Maxim. beschrieben worden, die im nördlichen Nippon vorkommt. Sie unterscheidet sich von der Hauptform nur durch einen etwas abweichenden Blattrand und eine unterbrochene Ähre[1]).

8. Winchellia triphylla Lesquereux.

Von dieser fossilen Species ist nur ein Blatt bekannt (120). Dasselbe ist dreiteilig mit einem keilförmig ausgebildeten mittleren Lappen. Gefunden ist es in der oberen Fort-Union-Groupe-Montana. Seine Zugehörigkeit zu unserer besprochenen Pflanzengruppe erscheint mir noch nicht definitiv klargestellt.

9. Nandina domestica Thunbg.

Agardh betrachtete diese Pflanze, die wie Berberis und Mahonia eine holzige ist, als Typus einer besonderen Familie, nämlich der der Nandineen, doch wies Baillon schon nach, dass ein derartiges Vorgehen nicht zulässig ist.

Um gleich den Hauptunterscheidungspunkt von den übrigen bisher besprochenen Gattungen zu nennen, sei bemerkt, dass sich bei Nandina die Antheren mit Längsspalten und nicht mit Klappen öffnen. — Die Samen

1) Wir haben bei der Besprechung von Achlys eine wichtige Frage noch nicht endgiltig entscheiden können, nämlich die Anlage der Stamina. Ich hoffe, falls sich die von H. Barbey gesendeten Exemplare gut in unserer Cultur halten, in einigen Jahren das Fehlende nachzutragen.

liegen auch bei Nandina domestica erst ein Jahr etwa ruhig in der Erde, ohne zu keimen. Die Keimblätter sind dick und verkehrt-eiförmig, zeigen keinerlei Besonderheiten; auf sie folgte bei der einzigen Keimpflanze, die ich erhalten konnte[1]), nach kurzer Zeit ein dreiteiliges Laubblatt, also nicht erst Übergangsblätter wie bei Berberis und Mahonia. — Das Hypocotyl war kurz im Vergleich zu der langen, sich nur spärlich verzweigenden Wurzel.

Die erwachsene Nandina stellt einen kleinen Strauch vor, der bei dem einzigen von mir wachsend gesehenen Exemplar in den Heidelberger Schlossanlagen eine Höhe von nur ca. 50 cm erreicht. Durch dicht über dem Erdboden beginnende Verästelungen wird der Strauch sehr buschig; er zeigt uns nur Langtriebe mit 2-zeilig angeordneten Blättern. Im Gegensatz zu Berberis und Mahonia ist der Blütenstand terminal. In ihrem Bau schließen sich die Zweige in erster Linie an Epimedium und Verwandte an, da auch wieder ein Kreis abwechselnd größerer und kleinerer Gefäßbündel vorhanden ist. Die Bündel umgiebt ein meist nicht vollständig geschlossener Sklerenchymring und zwar finden sich die Lücken da, wo die primären Markstrahlen verlaufen.

In älteren Stämmen wird durch ungleiches Wachstum der Gefäßbündel die Unregelmäßigkeit des Bündelteiles im ersten Jahre ziemlich ausgeglichen. Außerdem ist hervorzuheben, dass die Korkbildung auch hier innerhalb des Sklerenchymringes wie bei Berberis-Mahonia vor sich geht.

Die Markstrahlen sind nicht breit und enthalten Stärke. Die Jahresringe sind nicht so scharf wie bei Berberis z. B. abgesetzt.

Die Winterknospen sitzen am Ende der oberirdischen Zweige, wofern diese nicht mit Inflorescenzen abschließen, ganz umschlossen von den Scheiden der voraufgegangenen Laubblätter; somit haben wir hier wieder Vaginalarticulartegmente, die natürlich in $^1/_2$ Stellung stehen müssen. Es sind außer diesen nur 1—2 Vaginaltegmente vorhanden[2]).

Die Entwickelung der Laubblätter ist schon 1863 von Trécul (51) beschrieben worden. Wie bei Mahonia geht die Ausbildung von unten nach oben, also racemös-eoclad vor sich, das der einzelnen Teilblättchen in umgekehrter Weise. Die Knospenlage zeigt ähnliches wie bei den schon besprochenen Gattungen; einmal ist das ganze Blatt symmetrisch, dann auch noch jedes einzelne Teilblättchen in der Mitte gefaltet, doch erfolgt hier niemals Einrollung der beiden Blattränder nach innen.

Bei der Sprengung der Knospenhüllen ist es wieder auffallend, dass die jungen Blättchen leuchtend rot sind; besonders stark war dies im Frühjahre 1901, als durch den starken Frost des voraufgegangenen Winters der

1) Leider ging auch diese bald zu Grunde, so dass ich die weitere Entwickelung der Keimpflanze nicht anzugeben vermag.

2) Ebenso deutlich zeigen die in den Blättern sitzenden Achselknospen stets zwei, quer zu dem Tragblatt gestellte, Bracteen, bevor die Bildung der Laubblätter erfolgt.

größte Teil der Zweige abgestorben war und aus »schlafenden« Knospen sich nun neue Blätter entwickelten. Die Entfaltung derselben geht sehr langsam vor sich (z. B. war ein Blatt, das am 20. April aus der Knospe herausgetreten war, erst am 13 Mai völlig entfaltet).

Ein ausgewachsenes Blatt zeigt uns am Grunde zunächst 2 laterale Stipulae, die, da sie recht groß entwickelt sind, wesentlich als Schutz für die Achselknospen dienen.

Die Lamina ist dreigeteilt, jeder Teil noch mehrfach gefiedert; Trécul wies schon darauf hin, dass gewöhnlich mehr Fiedern angelegt werden, als nachher wirklich ausgebildet sind. Ich fand die Blätter hier ohne Ausnahme nach einer gewissen Symmetrie gebaut, wie wir sie meist auch schon für Leontice thalictroides hatten, und die uns Fig. 16 veranschaulichen soll. Articulationen finden sich am Grunde der einzelnen Fiederblättchen, ebenso wie an der Basis der Teilblätter und der des ganzen Blattes.

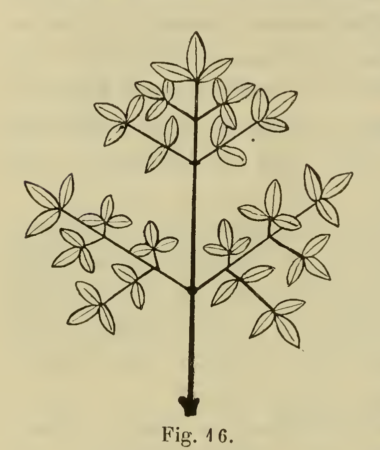


Fig. 16.

Die einzelnen Blättchen sind lederig, immergrün, wasserbenetzbar und haben eine durchschnittliche Dicke von 0,27 mm, wovon 0,23 mm auf das assimilatorische Gewebe fallen.

Spaltöffnungen sind nur auf der Unterseite und zwar ungemein reichlich vorhanden; ich zählte 5—600 auf 1 qmm. Ihre Verteilung ist wieder ungleich: auf einzelnen Teilen dicht neben einander befindlich, werden sie an anderen Stellen durch eine größere Reihe von Epidermiszellen getrennt. Letztere haben eine starke Cuticula[1]).

Die Nervatur und die mechanischen Elemente sind im wesentlichen wie bei Berberis, Mahonia und Epimedium angeordnet, nur liegt das Sklerenchym, das dort ein dem Blattrande parallel laufendes Gefäßbündel umfasste, hier nicht dicht unter der Epidermis, sondern 2—3 Zellschichten tiefer.

Der Blütenstand, der terminal oder außerdem axillär in den obersten Laubblättern stehen kann, ist eine rispenähnliche Cyma. Sie ist reich entwickelt und von ziemlicher Größe. Ich maß eine Gesamtlänge von 20 cm; die unteren Achsen zweiter Ordnung noch 13 cm(!); hier zeigen erst die Achsen vierter Ordnung am Ende die dichasiale Verzweigung, die wir in der Familie nun schon so oft kennen gelernt haben. — Die nach der Spitze der Infloresceenz stehenden Seitenachsen werden allmählich wieder einfacher.

1) Anatomisch wäre vielleicht noch zu erwähnen, dass im Schwammparenchym, und zwar vorzugsweise in dessen äußerster und innerster Schicht große Kalkoxalatkrystalle sind, die Citerne nicht gesehen hat.

Die Blütenformel lautet: $K3 + 3 + 3 + 3 + 3 + 3 + 3 + \ldots C3 + 3\ A3 + 3\ G1$, die Gipfelblüte ist häufig wieder mit 5 Petalen und Stamina versehen. — Die Zahl der Kelchblätter ist somit eine sehr hohe; man hat dieselben häufig auch als »Vorblätter« bezeichnet. An der Knospe kann man schon sehen, wie jedes Mal die höher inserierten die unteren überragen. Die letzten beiden Kreise sind weiß und nebst den Petalen als Schauapparat ausgebildet. Wie bis jetzt bei allen Gattungen, sind in ihnen ein einfacher, unverzweigter Mittelnerv und zwei mindestens einen starken Seitenast abgebende Seitennerven vorhanden.

Von den Petalen besitzen nur die des inneren Kreises Nectarien, die am oberen Ende des Blattes liegen. Schon als wir bei Berberis die ganze Frage der »Nectarienbildung« besprachen, wiesen wir darauf hin, wie instructiv gerade Nandina ist, da wir hier ein von den übrigen Gattungen abweichendes Verhalten finden. Man würde hier gewiss zu großen Unwahrscheinlichkeiten kommen, wenn man den zweiten Kreis als aus Stamina abgeleitet annähme, den ersten hingegen nicht, da keine der anderen Gattungen ein solches Verhalten zeigt.

Die ziemlich langen Antheren sitzen auf nur kurzen Filamenten; dass sie sich intrors durch vier Längsspalten öffnen, entfernt Nandina von den anderen zu unserer Familie gerechneten Gattungen. Ein Dédoublement kommt nach FERMOND (cit. n. PENZIG 21, p. 212) zuweilen vor.

Auch die Fruchtknotenbildung zeigt mitunter Eigentümlichkeiten; so berichtet CITERNE von einem Exemplare, in dem zwei Carpellblätter sich zu einem einfächerigen Ovarium zusammengeschlossen hatten. — Die Narbe ist 3-lappig, der mittlere Lappen etwas größer als die beiden seitlichen. — Wie bei Berberis vulgaris haben wir gewöhnlich nur zwei Ovula, doch höher als dort inseriert.

Der anfangs gerade Embryosack bekommt bald wie bei Leontice eine Krümmung, der das Chalazalende nach oben umbiegt.

Die Frucht ist eine rote Beere, die Samenschale hat nach CITERNE einen Teil des äußeren Integumentes zerstört. Möglicherweise haben wir darin einen Anklang an das Verhalten von Epimedium zu sehen, das eine Aufquellung nach Einwirkung von Wasser zeigte.

Von Alkaloiden ist außer Berberin noch Nandinin in der Pflanze enthalten; die Blätter erinnerten mich übrigens zerrieben durch ihren Geruch auffallend an die zerriebenen Blätter von Prunus Padus.

Nandina ist eine chinesisch-japanische Pflanze; sie wird noch in einer Höhe von 1000 m angetroffen. In Nordchina, z. B. in Tientsin fehlt sie bereits, da hier die Minimaltemperatur im Winter — 17° erreicht und sie nicht mehr als — 13° (Minimaltemperatur von Shanghai) aushalten kann[1]).

---

1) O. DEBEAUX, Contributions à la flore de la Chine. — Act. de la soc. Linnéenne d. Bordeaux 4 sér. t. III. 1879. ref. Bot. Jahresb. 1879, II. p. 415.

Nach der gegebenen Beschreibung dürften wir sie zunächst den »Hartlaubgewächsen« stellen, sie weicht also biologisch sowohl von den verwandten Leontice- als auch Epimedium-Arten ab. —

10. Jeffersonia diphylla Pers.

Die Keimung der Samen ist von Hildebrand (71) beschrieben worden. Hervorzuheben ist, dass wieder eine lange Ruhezeit in der Erde voraufgehen muss. Die Cotyledonen bleiben in der aufklaffenden Samenschale eingeschlossen; das einzige Laubblatt, das sich noch in demselben Jahre entfaltet, hat schon die Form der späteren Blätter. Es folgen 3—4 Niederblätter und sodann wieder ein, seltener zwei Laubblätter. Die Wurzel hat sich während des ersten Jahres bereits stark verzweigt. —

Bei der erwachsenen Pflanze haben wir ein Rhizom mit kurzen Sympodialgliedern ungefähr wie bei Leontice Sect. Caulophyllum.

Von der Unterseite des Rhizoms entspringen sehr zahlreiche, stark verzweigte Wurzeln, die von mächtiger Ausdehnung — 30 cm lang — sein können. Sie zeigen zuweilen eine leichte auf Contractilität hindeutende Querringelung.

Am Rhizomende haben wir eine große Winterknospe, deren Entwickelung, wie zuerst Förste (34) bemerkt, 2jährig ist. Wir haben zunächst eine Reihe, ich zählte 6—7, Vaginaltegmente in $^3/_8$ Spirale; darauf folgen zuweilen Übergänge zu Laubblättern (die rudimentären Spreiten überschritten nie die Größe von $^1/_2$ mm), dann zahlreiche Laubblätter. Der gestreckte, laubblattlose Stamm trägt eine einzige Endblüte.

Die untersten Tegmente haben stets Achselknospen, den oberen fehlen sie, wenigstens bei den von mir untersuchten Exemplaren. Das Sympodium wird hier im Gegensatz zu den bis jetzt besprochenen Gattungen mit sympodialem Rhizom stets durch eine Knospe eines unteren Niederblattes fortgesetzt, außerdem nicht in bisheriger Richtung. Daneben wachsen immer auch noch andere Knospen aus, darunter wieder solche von früheren Jahren. Daher erklärt es sich, dass das Rhizom in relativ kurzer Zeit sich recht reich verzweigt. — Die innersten Bracteen sind wieder als Reservestofforgane entwickelt; durch ihre reinweiße Farbe unterscheiden sie sich von den unteren bräunlichen und bald absterbenden Niederblättern. Stipulae sind deutlich vorhanden, sie sind nach hinten oft umgeschlagen, so dass sie sich, ähnlich wie bei Berberis und einzelnen Epimedien in der Mitte der Rückseite berühren.

Die Entwickelung der Laubblätter hat Baillon (1, p. 291) beschrieben. Wir haben ursprünglich eine »petite languette aigue«, an der sich unterhalb die beiden Seitenhöcker ansetzen. Nur diese letzteren wachsen dann weiter, so dass die fertige Blattspreite 2zählig wird. Eine Articulation fehlt. In der Knospenlage liegen die beiden Blatthälften mit ihrer Ober-

seite einander an; meist sind noch die Teilblätter außerdem in einem scharfen Winkel umgefaltet. Der Inflorescenzstiel wie die Stengel der stärkeren Blätter sind in der Knospe immer gerade und treten auch so durch die Erde. Eine leichte Krümmung des Blattstieles unmittelbar unter der Lamina sowie eine stärkere aller schwächeren und nicht besonders »zusammengefalteten« Blätter sorgt weiterhin auch für diese und giebt ihnen den nötigen Schutz beim Herauskommen durch den Boden.

Die Endblüte erscheint häufig zuerst über der Erde; ihre inneren Teile sind dabei durch die Kelchblätter gut bewahrt; erst dann folgen die Laubblätter.

In sehr kurzer Zeit sind die Blätter aber schon höher gewachsen als die Blüte, nur ausnahmsweise dauert dies länger. So maßen in einem solchen Falle die Petalen schon eine Länge von 17 mm, während die halbe Blattlamina erst 10:10 mm groß war; der Blütenstiel betrug ferner 13 cm, die Blattstiele höchstens 5 cm.

Die Entfaltung nach dem Heraustreten aus der Erde geht ziemlich langsam vor sich. Zunächst werden die Wickelungen und Wellungen der beiden Hälften ausgeglichen, dann beginnt allmählich das Aufklappen

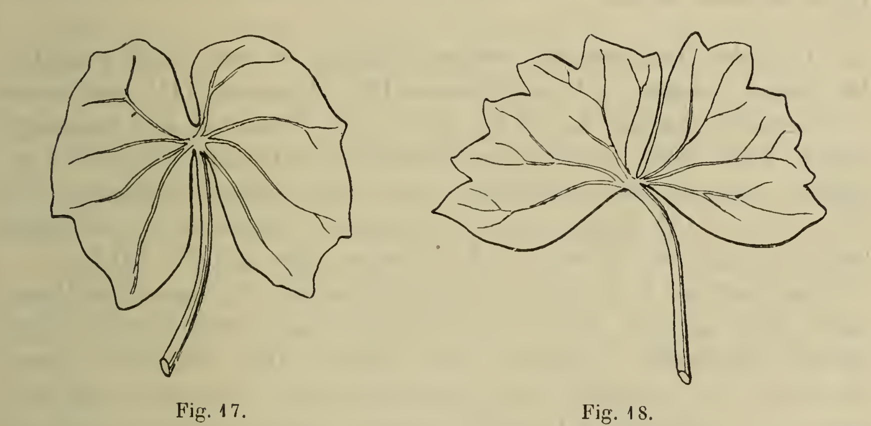


Fig. 17. Fig. 18.

und zwar stets an den oberen Ecken. — Die Niederblätter erfahren oft auch noch nachträglich ein stärkeres Wachstum und messen dann mehrere cm.

Der Stamm zeigt wieder Gefäßbündel von wechselnder Größe, die sich dicht an einen geschlossenen Sklerenchymring anlehnen. Auch hier kann man ein Ineinandergreifen von 2 Kreisen construieren. Die Blattstiele sind anatomisch und mechanisch fast ebenso wie der Inflorescenzstiel gebaut; der Vaginalteil sowie die beiden seitlichen Stipulae bleiben sehr klein.

Die Blattspreite ist von einer recht eigenartigen Form, die uns Fig. 17 versinnlichen soll. Der Blattrand ist meist ganzrandig und ziemlich glatt, gegen das Einreißen durch eine schwache »Randleiste« — und zwar durch

sklerenchymatisch verdickte Zellen ohne darunter laufendes Gefäßbündel — geschützt. Häufig sah ich an Herbarexemplaren (meist aus Ohio oder Virginia) auch Blattformen wie Fig. 18; einige endlich zeigten an ein und derselben Pflanze Übergänge von der einen zur anderen Form, indem die untersten Blätter ganz normal ganzrandig waren, einige höhere einen gewellten Rand aufwiesen, die höchst stehenden schließlich anfingen, gelappte Gestalt anzunehmen.

Die Größe der erwachsenen Blatthälften ist etwa 10:5—7, ihre Dicke gegen 0,2 mm, davon fallen 0,17 mm etwa auf das Assimilationsgewebe. —

In jedes Teilblatt tritt ein Hauptnerv ein, der schon an der Basis in 4 oder 5 sich teilt; in keinem Nerv ist mehr als 1 Gefäßbündel vorhanden, eine Erscheinung, die wir bei Leontice gleichfalls antrafen. Sklerenchymbeläge sind nicht sonderlich stark ausgebildet.

Die Stomata liegen nur auf der Unterseite und zwar zählte ich etwa 275 auf 1 qmm.

Die Blätter sind vermöge einer recht dicken blauviolett aussehenden Wachsschicht unbenetzbar.

Schließlich mag erwähnt werden, dass sie bis ins nächste Frühjahr hinein erhalten bleiben.

Über das Diagramm der einzigen Endblüte hat man lebhaft gestritten. Die älteren Autoren, z. B. de Candolle (110), Endlicher (111) beschrieben es als typisch 4zählig $K4\ C4+4\ A4+4\ G1$. Baillon (1) und Citerne (6) wiesen dann nach, dass ihm die Formel $K3+3\ C3+3^n\ A3+3^n\ G1$ zukommt; ersterer sah auch Blüten nach dem »idealen Diagramm« $K3\ C3+3\ A3+3\ G1$ (doch sind sie »fort rare«); bei Curtis (7) sind selbst Blüten erwähnt, die 9 Petalen und 9 Stamina haben (Bd. 37, 1813).

Die Zahl der Kelchblätter ist sehr schwankend; die Angabe von Hildebrand, dass immer 8 da sind, ist jedenfalls nicht zutreffend; recht häufig sah ich nur 3 oder 4. Förste wieder sagt (34) »four sepals were a comparatively rare exception«; für gewöhnlich seien 5 vorhanden, und hätte man nur der Theorie zu Liebe die 4zähligen Kelche vorgesucht, während doch einfach hier die Blätter in $^2/_5$ Spirale ständen.

Die einzelnen Blätter der Blüte haben eben alle eine ungleiche, aber stets deutlich vorhandene Neigung zur Fiederung [1]); der am häufigsten vorkommende Fall dürfte der sein, der sich in der Formel wiedergeben lässt: $K3+(2^2+1)\ C3+(2^2+1)\ A3+(2^2+1)\ G1$, der somit ein Specialfall der der oben aufgestellten ist.

An den reinweißen Petalen sind, entgegen den Angaben von Prantl (23) Nectarien vorhanden; Calloni (97) hat sie zuerst beschrieben. Sie entstehen aus einer basilären Verdickung, besondere Spalten in der Epidermis, durch die der Nectar durchdringen kann, fehlen.

1) Baillon erwähnt eine Blüte, die sogar 15 Petalen zählte.

Die Nervatur der Blütenhüllblätter ist entweder wieder die typische der Berberidaceen oder aber der Mittelnerv und die beiden verzweigten Seitennerven sind am Grunde ein kleines Stück deutlich verschmolzen.

Die 8 Stamina haben nur kurze (3 mm lange) Filamente und lange (7 mm betragende) Antheren, die sich intrors mit 2 Klappen öffnen.

Der Fruchtknoten ist sehr eigenartig; im Umriss länglich elliptisch, zeigt er in seinem oberen Teile eine horizontale Furche, die fast um den ganzen Umfang herumgeht. Hildebrand (71 p. 473) betont de Candolle gegenüber, dass man darauf Gewicht legen müsse, dass diese Querfurchung nicht ganz herumreiche, sondern die Placentarseite »ganz glatt und furchenlos« sei.

Der Griffel ist nur sehr kurz, die Narbe unregelmäßig gelappt; die Narbenpapillen sind früher entwickelt als der Pollen, mithin haben wir auch hier Proterogynie. Die an der ganzen Ventrallinie verlaufende Placenta trägt zahlreiche Samenanlagen in mehreren Zeilen.

Interessant ist eine Beobachtung Hildebrand's, wonach sich zuweilen, bei ungünstigem Wetter, Kleistogamie zeigt. Zwei Blüten öffneten sich nämlich bei dem kalten Wetter des Frühlings 1896 nicht, und trotzdem waren nach Entfernung der Blumenblätter am 4. Mai die Narben mit Pollen bedeckt und die Fruchtknoten angeschwollen.

Bei der Fruchtreife wird die Horizontalfurche, von der wir eben sprachen, immer stärker und bald tritt ein Querriss in ihr ein, dabei bleibt die Placentargegend unverletzt. Gleichzeitig beginnt ein Umbiegen des Fruchtstieles, so dass die anfangs aufrechte Kapsel bis fast zur horizontalen Lage herabgekrümmt wird. Dadurch kommen, wie Hildebrand des Näheren ausführt, die Placenta und mit ihr die jetzt völlig entwickelten Samen nach oben zu liegen und letztere können nun leicht herausfallen.

Die Samen selbst tragen wie bei Epimedium einen Arillus von fingerförmiger Gestalt, der wohl als Flugorgan dient. Es ist nicht unmöglich, dass die Ameisen die Samen wegen desselben verbreiten, diese dabei öfter benagen und so in ihrer Keimkraft beeinträchtigen. Wenigstens bekam Hildebrand bei Aussaaten schlechte Keimungsresultate.

Jeffersonia diphylla ist nordamerikanisch; sie wächst in schattigen Wäldern bis Wisconsin westlich. Der Volksmund nennt sie »Rheumatism-root« oder »Twin-leaf«. Außerdem findet sie sich in den Amurländern und Nordchina.

Die Pflanze ist stark berberinhaltig, enthält aber auch noch ein anderes weißes nicht näher bekanntes Alkaloid.

11. Podophyllum.

a. Podophyllum peltatum L.

Mit dieser Pflanze wenden wir uns einer Gattung zu, die von den bisher besprochenen in manchen Punkten beträchtlich abweicht. Wir werden

sie daher wieder wie die beiden vorigen »Typen«: Berberis vulgaris und Epimedium alpinum ausführlicher besprechen.

Die Keimung ist von G. Holm (39) eingehend geschildert worden. Hier mag nur hervorgehoben werden, dass wie bei einigen Leontice-Arten die beiden Cotyledonenstiele verwachsen und durch eine Spaltung am Grunde die Plumula durchtritt. Im ersten Jahre entwickelt sich außer den Keimblättern kein weiteres Blatt; auf diese folgen einige Niederblätter und dann in der nächsten Vegetationsperiode erst ein Laubblatt, das noch nicht die Form der späteren hat, worauf auch Ms. Kellermann (40) aufmerksam macht.

Im vierten oder fünften Jahre beginnt dann mit Horizontalstellung des Rhizoms das sympodiale Wachstum.

Die oft über 1 m lang werdende unterirdische Achse der erwachsenen Pflanze besitzt reeht langgestreckte Sympodialglieder; so betrugen die Maße für dieselben an einem Exemplar z. B. für die letzten 3 Jahre nach rückwärts gerechnet 3,25, 6 und 7 cm. Man hat übrigens Sympodialglieder bis über 10 cm Länge gemessen. Ich schließe daraus, dass noch relativ lange nachträglich ein Wachstum derselben stattfindet. Durch die Länge dieser Glieder ist der Pflanze ein äußerst rasches Wuchern in dem einmal in Besitz genommenen Boden ermöglicht. Außerdem tritt, wie wir dies unten näher zu erläutern haben, noch Verästelung aus Achselknospen der früheren Niederblätter häufig auf.

Bei der Frage, wie die Rhizome mechanisch gebaut sind, würden wir das Verhältnis des vom Gefäßbündelkreise eingenommenen Teils zu der äußeren Rinde wieder zu berücksichtigen haben. Ersterer maß nur etwa 50—55% des Gesamtdurchmessers, der durchschnittlich 5 mm beträgt. Epimedium war, wie wir sahen, viel biegungsfester gebaut. Das hängt damit zusammen, dass die Rhizome von Podophyllum normal in größerer Tiefe wachsen, also bei Biegung der oberirdischen Teile nicht so sehr in Anspruch genommen werden.

Irgend welche besondere mechanischen Zwecken dienende Zellgruppen sind außerhalb des Gefäßbündelkreises nicht vorhanden. Einige kleine Sklerenchympartieen, die zuweilen die Bündel einschließen, kommen kaum in Betracht.

Sehr charakteristisch sind aber die außerhalb des Ringes vorkommenden rindenständigen Bündel, die wir sonst nur bei Achlys gefunden haben und deren Zahl nicht konstant ist. Sie stammen aus den das Rhizom bedeckenden Niederblättern; in die Achse eingetreten, laufen sie eine mehr oder minder lange Strecke mit den im Ringe stehenden Bündeln parallel und legen sich schließlich ihnen an. Man kann das allmähliche Vorrücken der Bündel vom Rande bis zum inneren Ringe auf successiven Querschnitten durch das Rhizom sehr gut verfolgen, findet sie natürlich daher auch meist schräg durchschnitten.

Wurzeln entspringen dem Rhizom nur spärlich; sie stehen in 2 horizontalen Längsreihen, meist 2 einander gegenüber. Regelmäßig befinden sie sich unter einer Winterknospe resp. der zurückgelassenen Narbe eines oberirdischen Sprosses. Ihre Anlage erfolgt meist zur Zeit des ersten kräftigen Heranwachsens der neuen Knospe, also Ende Sommer. Im Herbst und Frühjahr entstehen vorzugsweise Verzweigungen der schon vorhandenen Wurzeln, jedes Mal an dem fast reinen Weiß von den älteren braunen Teilen zu unterscheiden. Die Verästelung wird bei allen alten Wurzeln sehr groß, während die jüngeren ziemlich unverzweigt sind.

Der Centralstrang der Wurzeln beträgt 14—20% des Gesamtdurchmessers, das umgebende parenchymatische Gewebe ist ebenso wie beim Rhizom zu allen Jahreszeiten reich an Stärke.

Versuche, die ich anstellte, um Contractilität nachzuweisen, ergaben niemals eine irgendwie erhebliche Zusammenziehung. Ich hatte zu diesem Zwecke Wurzeln verschiedenen Alters in Entfernungen von 2 mm mit Tuschestrichen versehen. Als ich nach 6 Wochen nachsah, fand ich bei allen älteren absolut keine Contractionen, bei den jüngeren zuweilen, aber nur in sehr geringem Maße.

Die Regulierung der Tiefenlage, soweit sie überhaupt vor sich geht, geschieht auch hier wieder in erster Linie durch das Rhizom. Die Krümmung erfolgt aber nur am äußersten Ende, kurz vor der Endknospe; hier freilich ist sie dann auch sehr energisch, wenn die Pflanze zu tief eingesetzt war. Die Knospe stellt sich in einem rechten Winkel gegen das Rhizom, während es sonst ein stumpfer ist. Weniger gut erfolgte ein Hinabkrümmen der unterirdischen Achse, wenn sie zu oberflächlich gelagert war. Irgendwelchen Erfolg hatte ich überhaupt nur, wenn die Endknospe in einem überaus jungen Stadium war, z. B. wenn ich nur eine Achselknospe aus einem Niederblatt des zuvor abgeschnittenen Hauptsprosses vor mir hatte. In solchen Fällen erzielte ich zuweilen eine deutliche, wenn auch stets nur leichte, Abwärtskrümmung, die um so bemerkenswerter ist, als sich gewöhnlich die Endknospe schon in recht frühem Stadium entschieden negativ geotropisch zeigt.

Manchmal findet man wie bei Epimedium im Frühjahre die ungeöffnete Knospe aus der Erde herausragen, ohne dass für den eingeschlossenen Spross ein Schaden eintritt.

An den ausgewachsenen Sympodialgliedern sieht man stets Narben oder Reste von abgestorbenen Niederblättern, meist fünf. Ihre Stellung zu einander lässt sich nicht mehr genau feststellen, doch ist dies, worauf Schumann (50) hinwies, im unentwickelten Knospenzustande möglich. Wir sehen hier, dass diese Bracteen wie auch die folgenden Blätter genau zweizeilig stehen und zwar so, dass ihre Medianen senkrecht zu einem das Rhizom in eine linke und eine rechte Hälfte teilenden Schnitte, Schumann's »Haupt-

schnitte«, liegen. Das erste der Niederblätter wird als adossiertes Vorblatt der jungen Knospe angelegt.

Die Winterknospen, in die die neuen oberirdischen Sprosse zunächst eingeschlossen sind, entwickeln sich, wie z. B. bei Leontice Sect. Caulophyllum, erst in 3 Jahren vollständig, während bei Epimedium 2 genügten. Nilsson (81, p. 187) gibt dies bereits an, wenn er sagt, die Knospe sei »utan alla egna ärtblad första året. Men ur deras . . terminalknopp framgå nästa år tvänne . . blad«. Diese umschließen dann »den af några fjäll omgifna terminala florala axeln för foljande, det tredje året«.

Bei Beginn des Winters zeigen die im nächsten Jahre auswachsenden Knospen eine Länge von etwa 2, eine Breite von 1 cm. Solche, die eine Blüte und zwei stengelständige Laubblätter und solche, die nur ein grundständiges Blatt entwickelt haben, sind gewöhnlich schon äußerlich daran zu unterscheiden, dass erstere zwar nur wenig größer, aber bedeutend dicker sind. Aus Zweckmäßigkeitsgründen wollen wir die letztgenannten Knospen zuerst besprechen. Nach Schumann (50) finden wir hier zunächst drei scheidenförmige, 2-zeilig angeordnete Niederblätter, deren Medianen mit dem Hauptschnitte zusammenfallen. Diese sah auch ich oft allein, zuweilen aber noch 2 weitere äußere, in einem Winkel von ca. 45° gegen sie gestellt; endlich kann von ihnen wieder das äußerste fehlen.

Außer den Bracteen wird meist nur ein einziges Laubblatt angelegt, das sich in seiner Lage gut an das distiche System der inneren Niederblätter anschließt (bei älteren Exemplaren sehen wir es oft ein wenig zur Seite gedrängt). Darauf erfolgt wieder Niederblattbildung. Seltener haben wir zuvor noch ein weiteres Laubblatt, das dann von der Basis des ersten scheidig umschlossen wird.

Der Vegetationspunkt der Achse bleibt also bei allen schwächeren Knospen in Ruhe[1]) und pflegt auch im folgenden Jahre nicht auszuwachsen. An den Narben, die von den abgestorbenen oberirdischen Teilen früherer Jahre herrühren, kann man ihn dann noch als kleines Spitzchen unausgetrieben in der Mitte sehen. Das Sympodium wird vielmehr durch eine Achselknospe aus dem untersten der 3 letzten »inneren« Niederblätter weitergeführt.

Wir kämen nun zur Besprechung der einen blütentragenden Stamm einschließenden Knospen, deren Bau von Schumann (50) und Holm (39) scheinbar ganz verschieden beschrieben ist. Gemeinsam haben beide Forscher gesehen, dass nur die innersten Niederblätter, wie bei den sterilen Knospen, regelmäßig 2-zeilig stehen, während die beiden äußeren um einen gewissen

---

1) In floristischen Werken wird in diesem Falle oft gesagt: »Flowerless stems terminated by a leaf« (A. Gray 113) oder »der nicht blütentragende Stamm ist nur ein Blatt« (Förste 33) und ähnliche morphologische Unmöglichkeiten mehr.

Winkel davon abweichen. Dasselbe thun dann wieder die beiden Laubblätter gegenüber den Bracteen. Dies kann ich beides bestätigen.

Bei der Deutung im einzelnen kommt es nun aber zu Differenzen. Schumann (s. Fig. 19) sieht die beiden äußeren Blätter um ungefähr 90° gegenüber den inneren, Holm (s. Fig. 20) um ca. 45° verschoben, sowie wir es oben bei einigen sterilen Knospen fanden. Ich muss hierin letzterem beipflichten. Der Winkel war wohl recht verschieden in einzelnen Fällen, erreichte aber bei meinen Exemplaren nie 90°.

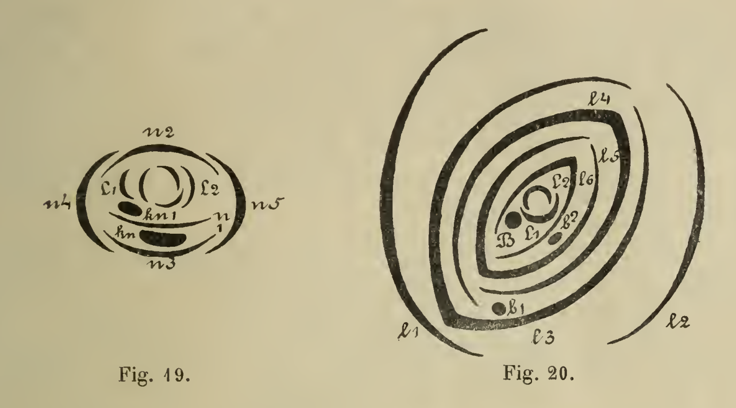


Fig. 19. Fig. 20.

Holm sieht sodann 4 »innere« Bracteen, Schumann nur 3. Ich fand an allen Pflanzen wie letzterer nur 3, auch nicht ein einziges Mal war ein viertes, dem dritten opponiertes Blatt entwickelt.

Die beiden Laubblätter weiterhin sind nach Schumann wieder um 90° gegenüber den vorigen verschoben, nach Holm ist der Winkel etwas kleiner. Ich muss dagegen einen größeren als Schumann und Holm annehmen (s. Diagr., Fig. 21).

Die größten Differenzpunkte bestehen aber zwischen Holm und Schumann in der Deutung der vorhandenen Knospen, von denen ersterer 3, letzterer nur 2 findet. Wir können nach den beiden Diagrammen erkennen, dass Knospe b_1 (Holm) der kn (Schumann), $B + b_2 (H) = kn_1$ (Sch) entspricht; und zwar ist die Knospe in l_5 bei Schumann nach links von der Mediane verschoben, bei Holm nach rechts.

Die unterste Knospe (also in n_3 resp. l_3) wird von beiden Forschern richtig als die das Sympodium fortführende gedeutet, während die links am Fuße des Stammes gelegene von Schumann als aus der Achsel eines Niederblattes hervorgehend betrachtet wird, während Holm in ihr den Vegetationspunkt der Hauptachse sieht. Darnach müsste dann der die beiden Laubblätter tragende Stamm axillär aus dem letzten Niederblatte (l_6) entspringen.

Ich muss mich Schumann anschließen aus folgenden Gründen:

1. Fehlt sowohl bei den von Schumann als auch bei den von mir untersuchten Exemplaren ein Niederblatt, das Holm's l_6 entspricht. Es ist

wohl unwahrscheinlich, dass eine Achselknospe ausgebildet wird ohne eine Spur des dazu gehörigen Tragblattes. Dass die Zahl der Niederblätter wechselt, ist wohl möglich und wahrscheinlich (nach einigen Herbarpflanzen aus Nordamerika zu urteilen); die Schumann und mir vorliegenden Pflanzen sind aber darum instructiver als die Holm'schen. Der laubblatttragende Stamm kann unmöglich in der Achsel von l_5 stehen, denn die von Holm als Vegetationspunkt angesehene Knospe liegt ja dazwischen, aber auch nicht von l_4, denn l_5 schließt ihn davon ab. Es scheint nun schwierig zu sein, wie wir dann das Diagramm von Holm erklären, aber ich glaube, dass wohl B ebenso leicht von der Mediane von l_6 verschoben sein kann, wie b_2 von der bei l_5. Bei Podophyllum Emodi werden auch wir eine Knospe rechts und nicht links von der Mitte von l_5 finden bei entwickeltem l_6. Verschiedenheiten bestehen aber unzweifelhaft nach Holm's Angaben in der Anlegung der Achselknospen.

2. Bei den sterilen Knospen bleibt der Vegetationspunkt immer als kleine Spitze in der Mitte der alten Narben erhalten. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass es bei den fertilen Knospen anders sein würde.

3. Bei der mit Podophyllum ungemein nahe verwandten Diphylleia cymosa findet sich zuweilen überhaupt keine Achselknospe im letzten Niederblatte; hier könnte somit auch Holm keinen Vegetationspunkt am Fuße des Stammes finden.

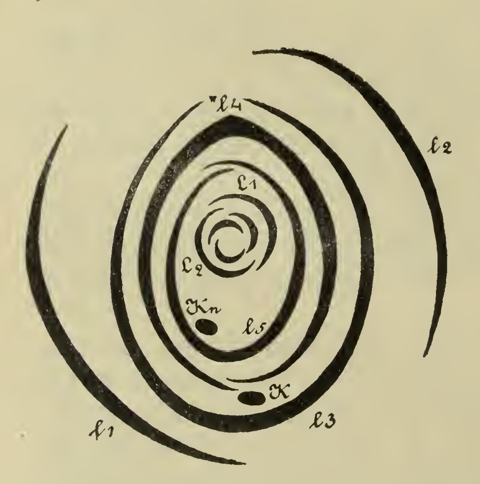


Fig. 21.

Die Holm'sche Deutung der Knospen hat insofern etwas Verlockendes für sich, weil sie die Umsetzung der beiden Laubblätter erklären würde, die uns so merkwürdig zu sein scheint. Ich kann aber auch hier eine andere Deutung versuchen, die wegen auch nicht annähernd genügenden Materials an fertilen Knospen, die ich für diese Frage opfern konnte, nur kurz erwähnt werden mag (s. auch unser Diagramm Fig. 21)[1]. — Knospe K wird genau in der Achsel von l_3 angelegt (nach Holm ist auch sie ein wenig von der Mitte verschoben), die obere Knospe Kn dagegen stark extraaxillär. Jedenfalls ist dies, wie Schumann mit Recht bemerkt, auf räumliche Beeinflussung zurückzuführen. Denn durch Bildung von K wird das obere Niederblatt l_5 an den Stamm in der Mitte gepresst; die extraaxilläre Lage zeigt somit für Kn sich als die günstigere. Auch weiterhin ist diese

1) Auch habe ich versäumt, die jüngsten Stadien genau daraufhin zu untersuchen.

von gewisser Zweckmäßigkeit, denn wenn *Kn* austriebe, müsste sie mit dem Fortsetzungsspross aus *K* in Collision geraten[1].

Die extraaxilläre Anlage von *Kn* hat zur Folge, dass das ganze Niederblatt l_5, wie wir bei allen älteren Stadien sehen, nach der Seite verschoben wird. Bei der Anlage der beiden Laubblätter wird diese neuangenommene Lage dann mitzusprechen haben und somit eine gewisse weitere Drehung derselben veranlassen.

Freilich ist der Winkel der letzteren bei SCHUMANN, HOLM und mir verschieden groß. Es scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen zu sein, dass in der That hier Verschiedenheiten innerhalb gewisser Grenzen sich zeigen. Mit HOLM stimme ich jedenfalls darin überein, dass er nicht 90° gegen die vorigen ist, wie SCHUMANN es will.

Die Stellung der 3 Sepalen zu den beiden Laubblättern ergiebt das Diagramm; etwas Besonderes fällt dabei nicht auf. Nun sah ich aber in einer Reihe von Fällen (etwa 25 %), noch 2 Vorblätter. Auch sie stehen dann so, als wenn noch ein drittes vorhanden wäre, d. h. das erste (immer größere) opponiert L_1, das zweite (kleinere) um 120° weiter.

Gehen wir nun noch ein wenig auf die Beschreibung der einzelnen Teile der Knospe ein. Die beiden äußersten Niederblätter sind nur schuppenartig, werden bald braun und sterben ab, die inneren drei sind dickfleischig, rein weiß und haben viel Reservestoffe gespeichert. Sie bilden deutliche Tüten über einander, da jedes von ihnen sich so weit mit seinen beiden Rändern in einander gerollt hat, dass scheinbar Röhren zu Stande kommen. Wie weit ein Blattrand den anderen umspannt, mag daraus hervorgehen, dass in einem willkürlich herausgegriffenen Falle eins dieser Niederblätter, auseinander gefaltet, eine Breite von 26 mm hatte, während der Durchmesser der »Röhre« 5 mm betrug. Also würde der Umfang $2\pi r = 15{,}7$ mm, somit nur 60 % der ganzen Breite ausmachen.

Wir können diese Bracteen wie auch bei den anderen Gattungen als Vaginaltegmente auffassen. Übergangsblätter sind an den »normalen« Knospen nur überaus selten, doch häufig, worauf wir gleich näher einzugehen haben, überall da, wo eine ursprünglich für später bestimmte Knospe zu früherem Austreiben veranlasst wurde.

Auch teratologische Fälle anderer Art zeigen das Gleiche. So berichtet TRIMBLE (52) von einer Pflanze, die ein Übergangsblatt mit großer schildförmiger Lamina besass, ja zuweilen kann der sonst allein entwickelte Vaginalteil auch ganz unterdrückt bleiben, und sich ein vollständiges Laubblatt hier ausbilden. Nur durch die tiefe Insertion am Stamme zeigt es an, dass es als metamorphosiertes Knospenhüllblatt anzusehen sei.

Stipulargebilde sind an den Knospenblättern stets deutlich vorhanden,

---

1) Bei dem ähnlich gebauten Rhizom von Polygonatum liegen nach SCHUMANN die Verhältnisse gerade umgekehrt; *Kn* ist axillär, *K* extraaxillär.

im Glück'schen Sinne als »stipulae laterales« aufzufassen, als langer häutiger Saum beiderseits bis zum Grunde der Tegmente reichend. Selten beobachtete ich teilweise Verwachsung der Stipulae. — Achselknospen werden, wie wir genauer sahen, in 2 Niederblättern angelegt. Nach Holm's Zeichnung müssen auch zuweilen 3 vorkommen, von denen dann die beiden innersten sich stark von der Mediane entfernen. Und Holm giebt selbst noch weitere Abweichungen an, auf die hier verwiesen werden mag. Ausdrücklich hervorheben möchte ich sodann seine eigenen Worte, »The development of these buds is.. not restricted to any of the scale-like leaves, exceptive the leaf l_2; neither is their position constant, although the majority of cases examined show that a frontal position is the most common and naturally the most advantageous to the plant«. Somit können die Abweichungen Holm's von Schumann's und meinen Funden nicht als Gegenbeweis angesehen werden.

Knospe K unseres Diagramms hat normaler Weise die Function, das Sympodium fortzuführen und zwar, da das zugehörige Tragblatt symmetrisch zum »Hauptschnitt« liegt, in derselben Richtung wie bisher. Wir hatten bei den anderen besprochenen Gattungen eine obere Knospe, die dies that, bei Jeffersonia allein eine untere wie bei Podophyllum. Doch wechselte bei jener die Richtung.

Kn functioniert nur als »Reserveknospe«, Schumann nennt sie die Bereicherungsknospe.

Es war von Interesse zu sehen, ob es möglich sein würde, wie bei Epimedium K ein Jahr früher zum Austreiben zu bringen oder aber Kn als Ersatzspross auswachsen zu lassen. Wie dort schnitt ich Niederblätter und Stamm der Hauptknospe dicht über der Basis ab, und zwar setzte ich solche Versuche an im Juni, October, December und zu Beginn des Frühlings. Ich bekam folgende Resultate:

1. Vom 24. Juni bis 6. August. Die ursprünglich für 1903 bestimmte Knospe K war bereits 5 mm lang, 4 mm breit geworden, außerdem war aus einem Niederblatte einer älteren Narbe eine kleine Knospe ausgewachsen. — Am 25. October hatte K die abgeschnittene Knospe ganz und gar ersetzt. Ihre Größe betrug 11 : 5 mm.

2. Vom 25. October bis 19. December. Die vorher kaum 1 mm lange Knospe maß schon wieder 5 mm. Im inneren zeigten sich einige der Knospenschuppen zu den sonst selten vorkommenden »Übergangsblättern« umgestaltet. Die Lappen des einzigen entwickelten Laubblattes waren schon 1—1,5 mm lang, der Mittelnerv überall entwickelt; doch fehlten noch die Zähne am Rande.

3. Vom 19. Dezember bis 24. Februar. Obgleich der Versuch in die Zeit der Winterruhe fiel, hatte Knospe K (bei Stehen im Warmhause) überall die abgeschnittenen völlig ersetzt.

4. Bei einer der am 24. Februar untersuchten Knospe des vorigen

Versuches, entfernte ich wieder die äußeren Hüllblätter und das einzige entwickelte Laubblatt und bereits Mitte März war von dem Vegetationspunkt ein neues ausgetrieben, das also ursprünglich als Niederblatt zu bleiben bestimmt gewesen war. Mitte April maß es ca. 20 cm Länge, unterschied sich also durchaus nicht durch schwächere Ausbildung von den normalen Blättern. Als ich mir nun die weiteren Niederblätter anschaute, die auf dieses Laubblatt folgten und den Vegetationspunkt zu verhüllen hatten, fand ich sie fast ausnahmslos als »Übergangsblätter«. So hatte der Eingriff in den Rythmus des Knospenwechsels, wenn er nur genügend stark war, doch eine gewisse Alteration in der Knospe zu Wege gebracht.

Stellte ich aber zu dieser Zeit (Ende Februar, Anfang März) Rhizome mit abgeschnittenen Hauptknospen nicht ins Warmhaus, sondern ins Freie, fand ich kein Austreiben mehr. Bei Epimedium ging dies auch jetzt noch ganz normal vor sich; doch werden wir uns erinnern, dass da überhaupt die Wachstumsdauer nur 2- und nicht 3-jährig ist.

Wie Abschneiden des Hauptsprosses wirkte übrigens auch frühzeitiges Abnehmen der Tegmente, da ersterer in diesem Falle stets verfaulte.

Das Rhizom von Podophyllum vermag sich stark zu verästeln, was darauf beruht, dass auch andere Knospen als K austreiben. Dies kann sich, wie mir einige Versuche zeigten, selbst auf solche älterer Jahrgänge beziehen, wenn alles andere weggeschnitten wurde. Nur ergaben sich auch hier wieder reichlich Übergangsblätter von Tegmenten zu Laubblättern, einmal auch eine abweichende Laubblattform, die an die »Primärblätter« nach den Cotyledonen erinnerte (s. Fig. 22) und auch von den normalen Blättern der verwandten Gattung Diphylleia sich nicht weit entfernt.

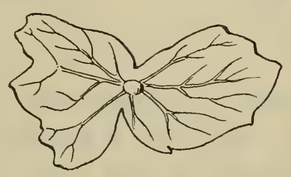


Fig. 22.

Wie bei Epimedium haben wir die Versuche betr. Austreibens der Achselknospen im Zusammenhange besprochen und haben wir jetzt wieder zurückzukehren zu den noch restierenden Teilen der Winterknospe. Da wären nun zunächst die Laubblätter an der Reihe, von denen jedes handförmig geteilt ist und die Teilblättchen eigenartiger Weise nach rückwärts umgeschlagen hat, so dass die Spitzen der Lappen den Fuß des Stammes resp. Blattstieles bedecken. Sie sind dabei so gelagert, dass jeder den Nachbarlappen von der einen Seite überdeckt, von der anderen selbst überdeckt wird; doch treten mitunter kleinere Veränderungen in der Knospenlage auf.

Die Entwickelung der Blätter ist von Trécul (51) zuerst untersucht. Er fand, dass die einzelnen Lappen des Laubblattes zu gleicher Zeit entstehen und Citerne sah dann, dass sie sich ungleich entwickeln, »le lobe terminal est le plus développé et les autres sont en décroissant«. Auch

ich sah stets gleich mehrere Auswüchse an dem ursprünglichen Blatthöcker seitlich ausgelegt, ich fand nie Stadien, in denen etwa nur 1 oder 2 waren. In sehr frühem Zustande nun schlagen sich diese zu kleinen Lappen auswachsenden Höcker schon nach unten um. Im übrigen geht die Entwickelung wie typisch bei handförmigen Blättern basipetal vor sich. Sie werden, wenigstens in den sterilen Knospen, sehr früh gebildet: eine für 1903 bestimmte hatte schon im December 1901 die sämtlichen Lappen von einander getrennt. Eine Differenzierung beginnt schon, wenn die Teillappen erst gegen $^1/_2$ mm lang sind; so sah ich in einigen größeren bereits einen deutlich angelegten Nerv, während die kleineren noch ganz gleichmäßig embryonal waren. — Die Blattstiele sind in den fertilen Knospen im Gegensatz zu den sterilen nur kurz (s. Fig. 23); dagegen sind sie stets viel dicker als der Blütenstiel. Wie Areschoug (60) mit Recht bemerkt, gewähren die Blätter letzteren beiderseits einen guten Stützpunkt, der noch dadurch verstärkt wird, dass an den mit x bezeichneten Stellen die Nerven der Lappen zusammenlaufen.

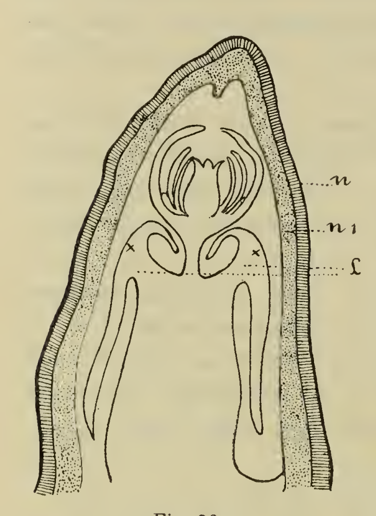


Fig. 23.

Die Kelchblätter sind so fest unter einander verbunden, dass man sie ohne Zerreißen kaum trennen kann. Dadurch werden die übrigen, inneren Blütenteile wirksam geschützt. Von mechanischem Werte ist an den Sepalen ein längs der Mitte der Außenseite verlaufender »erhöhter rundlicher Rücken (Areschoug), der sich kaum weiter hinunter als auf das oberste Siebentel des Blattes erstreckt, und in welchem zahlreiche Gefäßbündel zusammenlaufen, welche diesem Teile der Kelchblätter größere Festigkeit verleihen«.

In den keine Blüten bergenden Knospen ist der Blattstiel ziemlich von derselben Dicke wie der Hauptstamm vorher. Der Punkt, an dem die Nervatur aus den Lappen zusammenkommt, liegt natürlich genau nach oben gerichtet, und sieht das ganze Blatt daher in der That einem zusammengezogenen Sonnenschirme ähnlich, wie Kerner (18) will, oder einer Haube auf einem Haubenstock, um einen Vergleich von Citerne zu erwähnen.

Bis zum Ende des Winters, also Mitte Februar, wachsen die Winterknospen nur sehr wenig, dann aber erfährt das Stengelinternodium unterhalb der Laubblätter eine starke Streckung, und allmählich lockern sich die vorher so fest zusammenschließenden Niederblätter. Mitte März beginnen die Podophyllumtriebe die Erde zu durchbrechen. Kerner (18) und Areschoug (60) haben sich mit diesem Durchtritt beschäftigt. Ersterer drückt sich etwas einseitig aus, wenn er meint, dass nur die oben geschilderte,

mechanisch besonders ausgezeichnete Zellgruppe in der Mitte des Blattes auf die überlagernden Erdschichten drückt. Denn diese Schilderung kann nur für die blütenlosen Sprosse gelten, da bei den eine Blüte bergenden Knospen diese immer zuerst ans Tageslicht tritt. Wie wir oben sahen, sind hier die Kelchblätter in ihren mechanischen Eigenschaften besonders auf das Durchbrechen eingerichtet. Außerdem kommen der Blüte jetzt die beiden Unterlagen zu statten, die durch die Laubblattkuppen bewirkt waren. Der Vorteil würde sich noch steigern, wenn, wie Areschoug annimmt, dieser Zellgruppe eine besondere Elasticität zukommt.

Das Wachstum geht nun ziemlich rasch vor sich[1]. Allmählich biegen sich die einzelnen Blattlappen vom Stiele ab und zwar von der Spitze nach der Basis fortschreitend. Auch bei der ausgewachsenen Pflanze liegt die Blattoberfläche aber nicht in einer horizontalen Ebene, sondern die Lappen bleiben verschieden gekrümmt und gewellt.

Die Zellgruppe in der Mitte, in der die Nerven der ganzen Spreite zusammenlaufen und an die der Blattstiel ansetzt, schrumpft nun ein, da sie keinen besonderen Wert mehr für die Pflanze hat. Als heller Fleck ist sie noch stets auch an ganz alten Blättern aus dem Grün aufleuchtend, erkennbar.

Die obersten Scheidenblätter sind auch wieder beim Durchtritt durch die Erde recht gewachsen; ich sah zuweilen solche von 5 und 6 cm Länge. Dabei überragt das innerste die tiefer inserierten beträchtlich, was in der Knospe niemals vorkam. — Später sterben sie dann alle ab. —

Der Stamm wird etwa 16—20 cm hoch und 0,5 dick. Die Blüte wird von den beiden Laubblättern sehr überwachsen und scheint an einem dünnen Stiele aus einer Gabel herauszuhängen, die die beiden Blattstiele mit einander bilden. Mitunter vermag auch der Blütenstiel ganz unterdrückt zu werden, so dass die Blüte »sitzend« erscheint (Förste 32).

Im Stamme tritt uns eine unregelmäßige Verteilung der Gefäßbündel ähnlich wie bei L e o n t i c e L e o n t o p e t a l u m entgegen. Wir wollten hier ihren Verlauf näher untersuchen, zumal Solereder (106) bemerkt, dass derartige Studien noch ausstehen.

Die Darstellung wird an Klarheit gewinnen, wenn wir den näheren Verlauf der Bündel von oben nach unten im Stamme verfolgen. Machen wir zu diesem Zwecke Querschnitte durch den Blüten- und die beiden Blattstiele, sehen wir in ihnen außer einem »Ringe« in wechselnder Zahl markständige Bündel. Dabei wäre noch zu erwähnen, dass im verbreiterten Blütenboden gewöhnlich da 2 liegen, wo im Blütenstiel 1 vorhanden ist, dass also bei Eintritt in letzteren die ersten Anlegungen beginnen.

---

1) Bei einem erst kurze Zeit ausgetretenen Blattstiele maß ich als Beispiel die täglichen Zuwachse und erhielt 5,4, 6,5, 8,5, 10,5, 12, 15, 17, 19 cm in abgerundeten Zahlen. Bei 15 cm Höhe war erst ein Blattlappen ziemlich vom Stiele weggebogen, zwei noch ganz fest angeschmiegt, die übrigen vier etwas lockerer. Bei 19 cm war das ganze Blatt ausgebreitet.

In Blatt- und Blütenstielen sah ich immer ungefähr gleich viele markständige Bündel, so in einem Falle 4, 4, 5. Natürlich müssen sie in dem dünnen Blütenstiele dann ganz dicht an einander gelagert sein. CITERNE findet hier nur die Hälfte (3) von denen im Blattstiel (6—7).

Machen wir Längsschnitte durch die Teile des Stammes, wo die Blattstiele von diesem abbiegen, sehen wir, wie die markständigen Bündel aus ersteren oft unter scharfem Winkel, aber völlig isoliert unter einander, in letzteren eintreten, während sich die im »Ringe« stehenden mit dem Ringe des Blütenstiels vereinigen. Dieser genannte Ring ist nun allerdings oft etwas unregelmäßiger geworden und bei manchen Gefäßbündeln ist es wirklich schwierig, zu entscheiden, ob sie zum »Ringe« gehören oder »markständig« sind. —

Meist verlaufen nun alle Gefäßbündel einander parallel bleibend, (bei unserem Beispiel genau 13 markständige Bündel), wenn auch hier und da Anlegungen an einander zu sehen sind, bis zur Ansatzstelle des oberirdischen Stammes ans Rhizom. Hier endlich schließen sich auch die markständigen Bündel zusammen mit den im Ringe stehenden an einander an, so dass im Rhizom mit Ausnahme der schon vorher besprochenen »rindenständigen« nur ein Ring vorhanden ist. Querschnitte durch die Ansatzstelle zeigen die markständigen Bündel unter den verschiedensten Winkeln angeschnitten. —

Dass die »markständigen« Bündel Blattspurstränge sind, dürfte somit klar gestellt sein.

Wie entspricht nun der Stamm bei dieser von der normalen Structur der Dicotylen abweichenden Anordnung der Bündel den an ihn gestellten mechanischen Anforderungen?

Die Bündel des äußeren Ringes legen sich einem meist nicht völlig geschlossenen, 4—5, häufiger nur 2—3 Zelllagen starken Sklerenchymringe äußerst dicht an. Er umfasst zuweilen die einzelnen Bündel halbmondförmig, ja er greift sogar, ähnlich wie bei Leontice thalictroides, in dem Falle, dass ein Gefäßbündel nur klein ist, um ein gerade darunter liegendes noch herum. Hier dürfte dann nicht weit unterhalb eine Anlehnung des kleineren an das größere innere erfolgen.

Die markständigen Bündel haben gar kein oder nur sehr wenig mechanisches Gewebe um sich. Wir könnten den Podophyllumtypus somit sehr gut an SCHWENDENER's Typus XVIII der Monokotylen (27) (Marantaceen) anschließen, der charakterisiert ist: »Subcorticale Bündel mit starken Bastbelägen, in tangentialer Richtung öfter verschmolzen, Rinde ohne Gefäßbündel, die centralen Bündel mit schwächeren Bastsicheln oder auch ganz ohne Bast.«

Einen besonders »guten« Typus für Biegungsfestigkeit wird also Podophyllum nicht darstellen. Damit hängt wohl auch die Thatsache zusammen, dass ich Mitte Juni etwa schon eine viel größere Anzahl von

Podophyllum- als von den dicht daneben stehenden Epimedium-Stämmen umgeknickt sah[1]).

Die Blattstiele weichen anatomisch und mechanisch nicht von dem Stamme ab. Nur sind die der Stengelblätter an der nach der Hauptachse sehenden Seite etwas platt gedrückt. Dadurch wird auch der Gefäßbündelring an dieser Stelle abgeplattet, außerdem fand ich die Bündel hier kleiner als an den übrigen Seiten.

Die Blattspreite ist in ihrer Form recht variabel; wenn wir als »typisch« solche annehmen, die handförmig 5-zählig sind, finden wir sehr häufig davon abweichende Fälle. So ist bei einigen der mittlere Lappen sehr stark ausgebildet, und an der Spitze ziemlich tief 2-spaltig; der Hauptnerv des Lappens teilt sich demnach früh in 2 starke Nerven. Geht diese Spaltung weiter, erhalten wir 6-zählige Blätter. Nun kann derartiges auch an anderen Spreitenteilen geschehen, und finden wir so bis 8-lappige Blätter.

Ebenso wie Erhöhung in der Zahl der Lappen kann auch Verminderung eintreten, dadurch dass einige Blatthöcker früh verkümmern, so zunächst gleich der mittelste. Einem solchen 4-lappigen-symmetrischen Blatte wie Fig. 24 sieht man diesen Mangel absolut auf den ersten Blick nicht an.

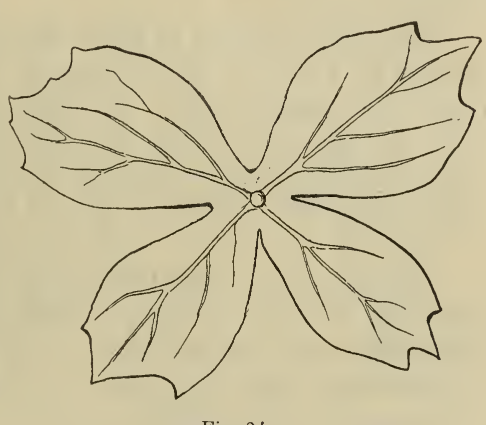


Fig. 24.

Schließlich sind auch dreilappige Blätter recht häufig, bei denen wohl zwei seitliche Höcker nicht ausgebildet werden, da eine Symmetrie immer erhalten bleibt.

Was die Form der Lappen selbst anlangt, so haben wir solche, deren äußerer Rand fast gerade ist, von solchen mit schön gebuchteter Spitze zu trennen; ganz spitz zugehende kommen sehr selten vor.

Die Nervatur des Blattes ist strahlig, wie wir bereits sahen. Jeder

---

1) Die mechanisch wirksamen Elemente stehen auch hier annähernd hohlcylindrisch. Wir hätten demnach wieder $f = \frac{l P r}{\pi\ (r^4 - \varrho^4)}\ \frac{\text{g}}{\text{mm}^2}$. Bei $l = 40$ mm, $r = 1{,}9$, $\varrho = 1{,}6$, $P = 340$, war $f = 1{,}270 \frac{\text{kg}}{\text{mm}^2}$; bei $l = 30$, $r = 0{,}8$, $\varrho = 0{,}6$ mm, $P = 30$ g, $f = 818 \frac{\text{g}}{\text{mm}^2}$ bei $l = 20$, $r = 13$, $\varrho = 0{,}83$ mm, $P = 130$ g, $f = 807 \frac{\text{g}}{\text{mm}^2}$. Trotzdem also Stiele von verschiedener Dicke und Länge untersucht wurden, war das Resultat überall etwas mehr als viermal so klein wie bei Epimedium. Der Unterschied in der Construction der mechanischen Elemente für die Bruchfestigkeit ist somit auch experimentell gut nachgewiesen.

Hauptnerv in einem Lappen hat mehrere alternierende Seitennerven, deren feinere Verzweigung camptodrom ist. Von den Camptodromieen geht dann dasselbe feinmaschige Netz bis zum Rande wie bei den anderen Gattungen. Die »Randleiste«, die meist in kleine Zähnchen ausgewachsen ist, in die dann die letzten Nervillen eintreten, besteht auch hier nur wie bei Leontice, Ranzania und Jeffersonia aus sklerenchymatisch verdickten Zellen, jedoch ist sie etwas ausgeprägter als bei den eben genannten.

Die Dicke der Blätter beträgt 0,22—0,25 mm, davon fällt auf das assimilatorische Gewebe 0,18—0,21 mm. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite und zwar nur 60, höchstens 70 auf 1 qmm. Die geringe Zahl ist des feuchten Standortes wegen auffallend, doch sind sie relativ groß, so dass darum doch eine ziemlich starke Transpiration vor sich gehen kann. — Die Blätter sind wasserbenetzbar. Pallisadenzellen sind stets vorhanden; auch dadurch zeigt Podophyllum an, dass es nicht eine so ausschließlich an Schatten angepasste Pflanze ist, wie z. B. Epimedium alpinum. In der Sonne gewachsene Exemplare zeigten keine krankhaften Veränderungen [1]).

Mechanische Gewebe im Blatte sind nur schwach ausgebildet; hervorzuheben ist nur noch die Nervatur in der Nähe der Winkel, die zwei Lappen mit einander bilden. Es findet sich nämlich auf jeder Seite ein nicht weit über den »Winkel« hinausreichender, dicht bis zur Vereinigungsstelle der übrigen Nerven gehender feiner Nerv, der hier das Blatt gegen »scherende Kräfte« schützt (s. generell bei Haberlandt [16, p. 131]).

Die Inflorescenz besteht aus einer einzigen Blüte [2]), der sie tragende Blütenstiel ist, wie wir bereits sahen, besonders dünn gegenüber dem Hauptstamm oder den Blattstielen. Auch dass die markständigen Bündel im Blütenstiele sehr dicht stehen und damit die ganze Construction eine viel zugfestere wird, erwähnten wir bereits. Es hängt dies gut damit zusammen, dass die Blüte früh nickend wird, also mehr auf Zug- als auf Bruchfestigkeit angepasst ist (der vom Pericykel eingefasste Teil misst etwa 50% gegenüber 90% beim Hauptstamm).

Das Diagramm der Blüte lautet $K3$, $C3 + 3^2$ $A3 + 3^3$ $G1$; außer-

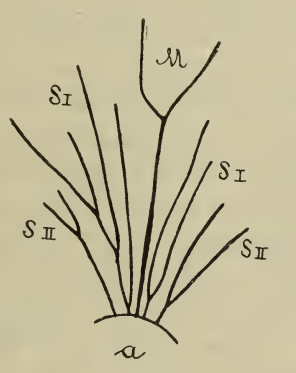
1) Um die Zugfestigkeit zu bestimmen, verfuhr ich wie bei Berberis vulgaris und Epimedium alpinum. Ein Blattstreifen von der Breite $a = 5$ mm, Dicke $b = 0{,}235$ mm hatte, falls die Mittelrippe darin war, ein Maximalgewicht $P = 125$ g; mithin $f = 106 \frac{g}{mm^2}$; bei einem Längsstreifen ohne Mittelrippe $P = 90$ g, $f = 76{,}5 \frac{g}{mm^2}$ endlich bei einem Querstreifen $P = 85$ g; $f = 72 \frac{g}{mm^2}$. Somit überall nur recht gering.

2) Eine wunderliche Notiz s. bei Bailey (cit. Penzig [21, p. 213]), nach der an Stelle der Blüte einmal ein schildförmiges Blatt stand, d. h. doch wohl, dass der Vegetationspunkt noch ein Blatt entwickelt hatte und dann in Ruhe blieb.

dem gehen häufig, aber durchaus nicht immer, 2 Vorblätter, wie wir sahen, voran; Eichler (31) hat diese wohl noch mitgerechnet, besonders da er angiebt, man träfe häufig nur 4 oder 5 Kelchblätter. Mir scheint das wegen ihrer viel tieferen Insertion nicht zulässig zu sein. Die Kelchblätter werden bei Öffnung der Blüte gemeinsam abgeworfen, indem sie an der Basis sich ablösen und dann, tütenförmig zusammenhängend, immer mehr nach der Spitze zu rücken.

Die Petalen, die eine reinweiße Farbe haben, zeigen uns zum ersten Male den Mangel von Nectarien. Der innere Kreis neigt sehr zum Dédoublement, so dass wir gewöhnlich 9 im ganzen antreffen. Payer (46) spricht hier von einem »Dédoublement par division«, weil von den dédoublierten Blättern jedes nur die Hälfte der Nerven eines ungeteilten besitze (»par suite du partage des éléments anatomiques«). Während in letzterem vier Nerven sind, sollen in die durch Dédoublement entstandenen nur je zwei eintreten.

Wie ich mich überzeugte, liegen die Verhältnisse etwas anders (siehe Fig. 25). Das nicht dédoublierte Petalum des äußeren Kreises besitzt einen Mittelnerv, der sich nur nach der Spitze zu einmal verzweigt und jederseits von diesem 2 Seitennerven, von denen der innere sich dicht über der Basis bereits verästelt und dies später noch mehrmals thut. Die äußersten Nerven bleiben dagegen ganz klein und wenig verzweigt.



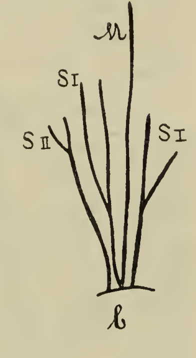


Fig. 25.

In den durch Dédoublement asymmetrisch gewordenen Petalen des inneren Kreises ist der Mittelnerv erhalten geblieben, in der größeren Hälfte liegen wieder 2 Seitennerven, an der schwächer entwickelten nur ein reich verzweigter. — Eine so einfache »Teilung«, wie Payer es annahm, ist somit nicht vorhanden.

Die Zahl der Stamina ist recht schwankend. »Normal« sollen $3 + 3^3 = 12$ i. g. da sein. Der innere[1]) Kreis zeigt also eine dreiteilige Fiederung und Payer spricht hier von einem »Dédoublement par multiplication«, da die Structur aller Stamina die gleiche ist. Sehr häufig wird

1) Nach Göbel (13, p. 520) ist der äußere Staminalkreis dédoubliert; doch möchte ich mich Payer anschließen.

jedoch die 12-Zahl überschritten, Eichler (31) giebt bis 20 an, was wohl selten vorkommt. In dem oben von Förste (32) erwähnten Falle einer »sitzenden« Blüte, gab es sogar 21 Staubgefäße, davon waren zwei nicht bis zur Basis getrennt. An anderen Exemplaren beschreibt Förste auch »Verwachsungen« von drei Stamina, was natürlich eine unvollständige Trennung heißen muss. Trimble (52) sah einmal sogar 29 Staubgefäße. — Die Antheren sitzen auf recht kurzen Filamenten; sie springen mit Längsspalten und nicht mit Klappen auf[1]. Ihre Öffnung ist intrors, nach Citerne in der Mehrzahl der Fälle extrors.

Der Fruchtknoten besteht gewöhnlich aus einem Fruchtblatte, doch kommen ausnahmsweise auch zwei bis mehrere vor. Penzig (21) erwähnt auch, dass mitunter einige der Petalen des inneren Kreises zu Carpellen umgewandelt sind: »Eine Längshälfte derselben war verdickt, grünlich und trug am Rande zahlreiche Papillen, welche unter dem Mikroskope den normalen Stigmapapillen ganz gleich erscheinen«. Halstedt (36) beschreibt auch Übergänge zwischen Staub- und Fruchtblättern: ein unten normales Staubblatt trug oben eine Narbe.

Zu den normalen Carpellen zurückkehrend, wäre noch zu sagen, dass der Griffel kurz und dick, oft kaum ausgebildet, die Narbe halbkugelig ist, von zahlreichen wellenförmigen Furchen durchzogen. — Die Samenanlagen stehen zu 20—40 in mehreren Zeilen auf einer sehr mächtigen Placenta.

Blütenbiologisch müssen wir erwähnen, dass wir bei Podophyllum eine Pollenblume im Gegensatz zu den bisher besprochenen Nectarblumen vor uns haben. Die zahlreichen Stamina weisen nach Löw (77) auf ein Bedürfnis nach größeren Pollenmengen hin. Die Befruchtung erfolgt derart, dass das besuchende Insect (Bombus, Synhalonia u. a.) sich auf die Narbe setzt und von da aus zum Pollensammeln übergeht, dann auf eine andere Narbe fliegt und diese mit dem gesammelten Blütenstaube in Berührung bringt. Autogamie dürfte im allgemeinen nicht stattfinden.

Im Heidelberger botanischen Garten ist es noch nie zur Fruchtbildung gekommen, auch Citerne erwähnt nur, dass er P. Emodi, das leicht Frucht bringt, untersucht hat. Im Münchener Garten trägt auch P. peltatum Früchte, wie ich einer liebenswürdigen Sendung reifer Samen von Herrn Garteninspector Othmer entnehme; die Keimung der Samen konnte ich leider bis jetzt noch nicht beobachten, da sie wohl längere Zeit in der Erde erst ruhen müssen. Die Früchte sind rote Beeren, einige aus dem Berliner Herbar maßen bis 45:30 mm.

Die zahlreichen Samen stehen so dicht bei einander, dass sie sich gegenseitig abplatten. Sie sind tief in die Placenta eingesenkt und von

1) Über einen Versuch, diese Öffnungsart aus der klappigen abzuleiten s. Baillon (1, p. 282/283).

einem sie faltig umwachsenden Teile derselben unten umschlossen. Es ist dies zuweilen als ein »falscher Arillus« bezeichnet worden.

In jedem Samen ist gewöhnlich ein Embryosack. M. Körnicke (100) hat ziemlich häufig zwei anstatt einer Embryosackmutterzelle gesehen und weiterhin Übergänge zwischen beiden derart, dass zwei Nucellen vorhanden waren, »von welchen jeder sein inneres Integument besaß« und »die von einem gemeinsamen äußeren Integument umhüllt wurden und ebenso einem gemeinsamen Funiculus aufsaßen«.

Podophyllum peltatum wächst im östlichen Nordamerika, südlich bis Florida, nördlich bis Canada und der Hudsonsbai reichend, in schattigen Wäldern »in patches, sometimes covering many square rods so densely with their foliage as to completely hide the ground« (Bastin 96). Die Westgrenze verläuft westlich des Mississippi. Aus Japan wird es dann von Tok. Ito (118) als sicher angegeben. Er betont entgegen anderen Autoren: »I may take this opportunity to state that the occurence in Japan of the much doubter Podophyllum peltatum L. is beyond doubt«.

Der Volksname in Amerika ist »May-apple« oder »Mandrake«; seines »Podophyllins« und »Berberins« wegen wird die Pflanze auch medicinisch verwertet.

b. Podophyllum Emodi Wall.

Entgegen P. peltatum konnte ich hier die Keimungsgeschichte untersuchen. Die Samen brauchten nicht ganz so lange Zeit in der Erde zu ruhen wie bei Berberis, Mahonia, Leontice, Nandina. Aussaaten, die im November 1900 gemacht wurden, gingen bereits im Juli 1901 auf. Das Hypocotyl ist ziemlich klein, die beiden Cotyledonarstiele verwachsen, wie auch bei P. peltatum und Leontice zu einer Röhre (s. a. Dickson 66; Lubbock 41), in der auf jeder Seite ein Gefäßbündel völlig getrennt verläuft. Das erste Laubblatt bricht durch eine an der Basis der Röhre sich bildende Spalte durch (Fig. 26). Zu dieser Zeit sind die Wurzeln schon ziemlich lang (in Figur abgekürzt); Seitenwurzeln treten spät auf, so hatten einige Hauptwurzeln von 6 cm Länge z. B. noch keine einzige Seitenwurzel.

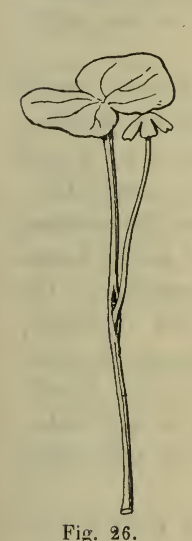


Fig. 26.

Fig. 27.

Dass in der ersten Vegetationsperiode nur die Cotyledonen gebildet werden, wie Holm (39) will, trifft nach meinen Beobachtungen nicht zu. Ich sah bei fast allen Keimlingen sich noch ein Laubblatt entwickeln, dessen Form öfters von der gewöhnlichen sehr abweichend war (s. Fig. 27). Dieses schloss mit seinem Vaginalteile, an dem 2 laterale Stipulae gut ausgebildet waren,

eine Knospe ein, in der der Vegetationspunkt lag. Stets hatte sich außerdem noch ein weiteres Laubblatt herausgestreckt; doch blieb dies so klein, dass es noch von dem Scheidenteile des ersten großen Blattes mitumschlossen werden konnte. Im übrigen folgten Niederblätter.

Dickson hat ein gleiches Verhalten wie wir selten, Holm nie beobachtet. Ich glaube, dass diese abweichenden Resultate durch die wohl etwas verschiedenen Culturbedingungen veranlasst wurden. Hildebrand (70) fand nämlich, dass nur, wenn dicht gesäte Pflanzen von Hepatica triloba früh auseinander gepflanzt werden und dadurch mehr Nahrung erhalten, außer den Keimblättern in demselben Jahre ein Laubblatt gebildet wird. Winkler (Verh. Brand. Bot. V., Bd. 36, 1894) zeigte, dass bei Chaerophyllum bulbosum die Feuchtigkeit des Bodens von großem Einfluss darauf ist, ob die Cotyledonen die einzigen Assimilationsorgane im ersten Jahre bleiben. Ich hoffe die ganze Frage, ob es möglich ist, unter gewissen Bedingungen die Bildung eines ersten Laubblattes gegen die Regel hervorzurufen, bei anderen Pflanzen, von denen reichlicher Samen zu erhalten ist als bei Podophyllum, in nicht allzu langer Zeit experimentell behandeln zu können.

Die erwachsene Pflanze ähnelt im Habitus im allgemeinen sehr dem eben ausführlich besprochenen Podophyllum peltatum; einer der Hauptunterschiede liegt in erster Linie in der Beschaffenheit des Rhizoms. Die einzelnen Sympodialglieder sind nur sehr kurz, so dass die Narben der in jedem Jahre abfaulenden oberirdischen Organe recht dicht auf einander folgen. Im Aussehen erinnert die unterirdische Achse sehr an eine solche von Polygonatum.

Die einzige Winterknospe, die ich genauer analysieren konnte, erwies sich in ihrem Bau genau übereinstimmend mit dem von Holm für peltatum angegebenen. Wir haben nicht 5, sondern 6 Bracteen, davon l_3, l_5 und l_6 mit einer Achselknospe, und zwar bei l_5 nach rechts, bei l_6 nach links verschoben, so dass in der ausgewachsenen Knospe die beiden Niederblätter in gleicher Richtung verdrängt sind. Auch die Stellung der beiden Laubblätter ist genau wie die bei Holm für P. peltatum angegebene. Ich kann somit vollständig auf dessen Diagramm Fig. 20, p. 693 verweisen, nur lag die von Holm als »Vegetationspunkt« angesehene Knospe B etwas weiter nach der Mitte von l_6 zu und erwies sich ganz sicher als Achselknospe dieser. Nach dem Verhalten von P. peltatum ist es mir wahrscheinlich, dass sich auch hier Abweichungen ähnlicher Art wie dort finden werden.

Die fleischigen Bracteen waren hier z. T. wirklich zu Röhren verwachsen; Übergangsbildungen zwischen Tegmenten und Laubblättern fand ich häufig bei austreibenden, im übrigen ganz normal scheinenden Knospen; die Spreite war dabei zuweilen mehrere cm lang entwickelt.

Die beiden Laubblätter sind in der Winterknospe ungefähr in gleicher

Höhe inseriert. Über die Erde getreten, streckt sich allmählich das Internodium zwischen ihnen, und kommt die Blüte dadurch nicht mehr in die »Gabel«, gebildet aus den beiden Blattstielen, zu stehen. In floristischen Werken (wie z. B. bei HANCE 115) ist dafür gesagt, die Blüte stehe extraaxillär, natürlich eine wenig glückliche Ausdrucksweise. — Ein drittes Laubblatt kann anschließend an die bisherige zweizeilige Stellung noch ausgebildet werden.

Die Blattform ist gleichmäßiger als bei P. peltatum; auch hier ist das fünflappige Blatt sicher das ursprüngliche: jeder Lappen hat in diesem Falle einen Hauptnerven. Außerdem kommen noch 3-lappige Blätter vor, dann gehen aber in die beiden Seitenlappen 2 Hauptnerven.

Die Farbe der jungen Blätter ist abgesehen von der weiß bleibenden Nervatur braunrot. Die Dicke ist größer als bei P. peltatum; im Durchschnitt 0,29 — 0,31 mm, wovon 0,25 — 0,26 auf das Assimilationsgewebe zu rechnen sind.

Bei Betrachtung der Blüte fällt uns auf, dass die Zahl der Stamina normaler Weise 6 oder wenig mehr als 6 ist (nach einer Angabe von ROYLE in HOOKER (116) (»sometimes 4«). Bei 5 im Jahre 1901 in Heidelberg untersuchten Blüten zählte ich 7, 6, 6, 7, $9^1/_2$ Staubgefäße. In letzterer Blüte zeigte sich, dass auch die sämtlichen Stamina des inneren Kreises einmal gefiedert sein konnten, außerdem bei einem noch Beginn einer weiteren Fiederung war.

HANCE stellt P. Emodi als »isostemon« dem »diplostemonen« peltatum gegenüber. Natürlich ist das unrichtig, da, wie wir sahen, auch hier Diplostemonie, nur eine nicht so weit gehende Fiederung des inneren Kreises vorhanden ist.

Reife Samen werden im Heidelberger botanischen Garten alljährlich erzeugt[1]). — Im übrigen schließt sich P. Emodi an P. peltatum an.

Die Pflanze wächst im Himalayagebiete in einer Höhe von 3000 bis fast 5000 m, steigt in Kaschmir bis 2000 m herab und erstreckt sich nordwärts bis nach dem mittleren China (Provinz Kansu). Den Standort bilden schattige Gebirgswälder.

c. Podophyllum pleianthum Hance und P. versipelle Hance.

Beide Arten waren lebend leider nicht zu erlangen, da sie in keinem der vielen botanischen Gärten, an die ich mich wandte, cultiviert werden. Ich musste mich daher mit dem Material aus dem Berliner Herbar und den Beschreibungen von HANCE (114, 115) begnügen. Als Hauptunterschied

1) Wie ich nach Abschluss des Manuscripts erst bemerkte, kann Autogamie stattfinden, denn es brach im Frühjahr 1902 überhaupt nur eine Blüte auf, die eine schöne Frucht ansetzte. Es ist also hier ausgeschlossen, dass die Befruchtung durch den Pollen einer anderen Blüte zu Stande gekommen war.

gegenüber den beiden Species P. peltatum und P. Emodi ist der Umstand anzusehen, dass hier nicht mehr eine einzige Blüte, sondern ein ganzes Bündel und zwar als Trugdolde entwickelt ist. Im übrigen schließen sich beide Arten nahe an die hier erwähnten an. Das Rhizom ist ähnlich wie bei P. Emodi; die Blätter sind »centrice vel subcentrice« gestielt, die Blattspreite bei P. pleianthum 6—8lappig, während bei P. versipelle neben gelappten Blättern auch ganz ungeteilte vorkommen. Eine Übergangsform sah ich im Berliner Herbar, insofern als an einem Exemplar 2 Lappen erst in der Nähe des Randes und unter sehr stumpfem Winkel getrennt waren.

Der verdickte Blattrand ist mit eigenartigen zahnartigen Gebilden besetzt, die von demselben meist ganz senkrecht abstehen.

Die Größe der Blätter ist oft beträchtlich; ich selbst maß solche von 45:30 cm Größe, und es sind Fälle bekannt, bei denen die Breite über 60 cm betrug.

Beide Species unterscheiden sich darin von einander, dass bei P. pleianthum wie bei P. peltatum die beiden Laubblätter auch am entwickelten Stamme in gleicher Höhe stehen, während bei P. versipelle wie bei P. Emodi das Internodium zwischen ihnen sehr gestreckt ist.

Die Blüten stehen in einer Cyma. P. pleianthum hat 5—6 (nach Hance; ich selbst sah keine Blüten); bei P. versipelle waren dagegen, wie ich sah, mehr als 20. Sie sind nach Hance bei letzterer nur halb so groß als bei pleianthum.

Die Farbe der Blüten ist bei beiden Arten purpurrot; der Geruch bei P. pleianthum ähnlich dem von verwesendem Fleisch.

Die Stamina sind gewöhnlich nicht dédoubliert. — P. pleianthum und versipelle stehen somit P. Emodi näher als P. peltatum. Das ist verständlich durch ihre geographische Verbreitung, da sie auf Formosa und in China vorkommen, somit auch hierin mit P. Emodi näher zusammentreffen.

Dass gerade das östliche Nordamerika und Ostasien allein Podophyllum-Arten beherbergt, ist pflanzengeographisch von größtem Interesse.

12. Diphylleia cymosa Michx.

Sie ist im Habitus Podophyllum ungemein ähnlich; der einzige wesentliche Unterschied liegt darin, dass die Antheren mit Klappen aufspringen. Die Blüten stehen wie bei P. pleianthum und versipelle in Trugdolden, und zeigen die Petalen und Stamina auch ebenso wenig Neigung zur Fiederung wie dort.

Das Rhizom ist etwas dicker als bei Podophyllum (2 cm); die durch Abfaulen der oberirdischen Teile alljährlich entstehenden Narben liegen etwa so dicht wie bei P. Emodi. Die Pflanze vermag daher nicht wie P. peltatum rasch ein neues Terrain zu überziehen. Die Tiefenlage der unter-

irdischen Achse ist etwa wie bei Podophyllum. Auch anatomisch schließt sie sich eng an diese Gattung an, da die so charakteristischen »rindenständigen Bündel« auch hier anzutreffen sind.

Die Wurzeln sind viel länger und zahlreicher als bei Podophyllum; an jedem Sympodialglied entspringt ein ganzer Kranz. Bau und Leistungen sind dagegen übereinstimmend; namentlich weisen sie, oft deutlicher als bei der vorigen Gattung, Spuren von Contractilität, bestehend in starken Querringelungen, auf.

Die Winterknospe hat ihre Blätter aber in $^2/_5$ Divergenz angeordnet. Ich hatte Gelegenheit, 2 blütenbergende näher zu untersuchen (Diagramm s. Fig. 28). Auf 2 kleinere, die Knospen nur zu einem Teile bedeckenden Bracteen folgen wieder 3 weiße, dickere als Reservestoffe ausgebildete Scheidenblätter, nur ist ihre Einrollung nicht so stark wie bei P. peltatum.

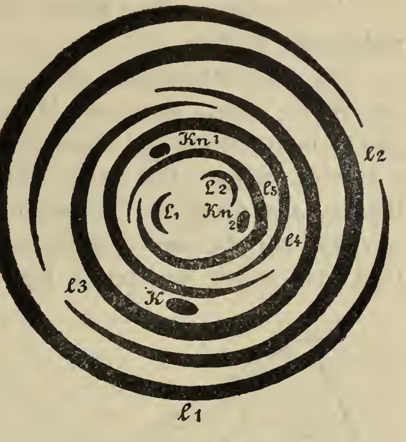


Fig. 28.

Wir sehen hier 3 Achselknospen (K, Kn_1 und Kn_2) in den Achseln der Blätter l_3—l_5. Die unterste von ihnen setzt das Sympodium fort; das geschieht wie bei Podophyllum in gleicher Richtung wie bisher. Die beiden oberen dürfen wir auch hier wohl als »Bereicherungsknospen« bezeichnen. Interessant war mir, dass in einer der beiden Winterknospen Knospe Kn_2 fehlte, somit gar keine Achselknospe am Fuße des Hauptstammes lag. Wir wiesen schon bei Podophyllum darauf hin, wie das ganze Diagramm somit gegen das Vorhandensein eines »Vegetationspunktes« etwa in Kn_2 spricht und betonten, dass bei der sonstigen nahen Verwandtschaft von Diphylleia auch für Podophyllum das Gleiche gilt. Eine »Umsetzung« der Laubblätter erfolgt nicht; die Knospenlage derselben ist wie bei Podophyllum, so dass also die beiden Teilblättchen nach unten umgeschlagen sind. — Viel häufiger als bei P. peltatum wenigstens wachsen die beiden oberen Knospen aus und erhält so das Rhizom eine recht charakteristische Verzweigung.

Das Hervorsprießen der Knospen aus dem Erdboden geht ein wenig anders vor sich als bei Podophyllum. Wir sehen nämlich nicht den Punkt, an dem die Blattnerven zusammentreffen, genau in der Mitte liegen und beim Durchbruch den Druck der darüber befindlichen Erdschichten überwinden, sondern einen sehr excentrisch gelagerten. Er trifft hier keine irgendwie besonders »turgescenten« Zellen, vielmehr ist diese Stelle möglichst spitz wie die Spitze eines Zuckerhutes durch die Faltung des Blattes geworden und übernimmt so eine gewisse »Durchbohrung«.

Die Pflanze erreicht ungefähr die Größe von Podophyllum; auch hat der Stamm dieselbe monocotylenähnliche Anordnung der Gefäßbündel. Der sklerenchymatische Ring, an den die Bündel des äußeren Kreises sich wieder anlegen, ist im unteren Teile nicht, im oberen dagegen vollständig geschlossen. — Die (in schwächeren Knospen wie bei Podophyllum allein entwickelten) grundständigen Blätter sind einigermaßen als schildförmig zu bezeichnen; bei den Stengelblättern, die viel kürzer gestielt sind, verschwindet diese Form, die also so durch die Höhe der Insertion modificiert wird (s. a. Göbel, 14 p. 530).

Auch zeigen erstere Blätter laterale Stipulae, während sie bei letzteren rudimentär bleiben.

Die Blattentwickelung geht nach Citerne so vor sich, dass sich zuerst ein Wulst bildet, der eine kleine centrale Einbuchtung wie bei Podophyllum bekommt und dann gleichzeitig 3 Lappen, einen terminalen und 2 laterale, anlegt. Ein wenig später erscheinen an der Basis zwei weitere Höcker, aus denen die Nebenblätter entstehen. Von den 3 Laminarlappen wachsen nur die beiden seitlichen wirklich aus, was ja zuweilen auch für Pod. peltatum vorkam (s. Fig. 24). Da sich diese beiden Blatthälften gewöhnlich vom Außenrande her weiter teilen, hat das Blatt von Diphylleia mit den 4-lappigen von P. peltatum große Ähnlichkeit (Fig. 29).

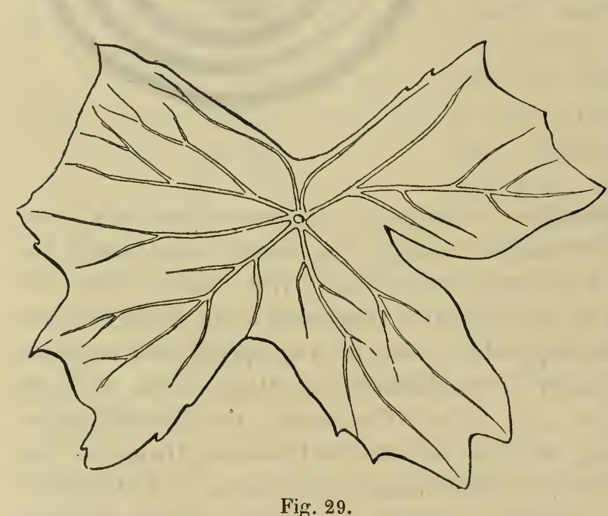


Fig. 29.

Der Blattrand ist auch bei erwachsenen Blättern meist herunter gebogen, zuweilen ganz allmählich, oft aber sehr scharf und dann ziemlich nahe dem Mittelpunkt. Eine »Randleiste« ist wie bei Podophyllum vorhanden. — Die Größe der beiden Blattlappen ist oft beträchtlich, so maß ich bei Herbarexemplaren 32:23 cm.

Die Dicke ist 0,29—0,33 mm, davon kommen auf das Assimilationsgewebe 0,24—0,28 mm. — Die Blätter sind wasserbenetzbar. Die Anzahl der wieder nur auf der Unterseite vorhandenen Spaltöffnungen nähert sich gleichfalls Podophyllum (ca 85 auf 1 qmm).

In älteren Blättern tritt häufig Rotfärbung ein. — Der Blütenstand ist eine Cyma wie bei P. pleianthum oder versipelle. Doch sah ich hierbei zahlreiche Modificationen. Entweder haben wir eine Endblüte mit 2

kleinen Vorblättern, deren Achseln je eine kleine Cyma entspringt, oder einen sehr reichverzweigten Spross, eine »Traube mit Endblüte«, ein Pleiochasium, wie wir es nun schon so oft kennen gelernt haben. Dieses kann nur Verzweigungen einer Ordnung besitzen oder letztere sich noch weiterhin in kleine Dichasien teilen.

Die Formel der Blüte lautet $K3\ C3+3\ A3+3\ G1$. Die Petalen sind ebenso ohne Nectarien wie bei Podophyllum und zeigen wie bei P. Emodi z. B. nur eine schwache Neigung zur Verdoppelung der Staubblätter. Die Stamina, die Citerne nie verzweigt sah, zählte ich zuweilen zu 7 oder 8[1]).

Die Antheren springen, wie wir eingangs erwähnten, mit Klappen auf, und dies dies als das einzige feste Unterscheidungsmerkmal von Podophyllum.

Der leicht an der Rückennaht abgeplattete Fruchtknoten hat eine ziemlich trichterförmige Narbe; die Ventralwand ist nicht so hoch wie bei Podophyllum mit Samenanlagen besetzt, von denen wir nur 3—5 finden (nach Curtis(7) auch 2—3) in 2 Zeilen. Die Frucht ist eine Beere, aber ziemlich klein, (9:7 mm; bei Diphylleia cymosa var. pubescens = Grayi Fr. Schmidt = 15:15 mm).

— Diphylleia cymosa, die stark podophyllinhaltig ist, wächst ungefähr an denselben Standorten wie Podophyllum peltatum in feuchten Gebirgswäldern des östlichen Nordamerika, besonders in den Alleghanies: Ihr Verbreitungsgebiet ist jedoch nicht so groß wie das der ersteren Pflanze. Außerdem ist sie auch in Centralchina und den Amurländern gefunden worden.

Eine weichhaarige und vielsamige Form, die auf Sachalin wächst, ist die schon einmal erwähnte Diphylleia Grayi Fr. Schmidt.

III. Systematische Schlussfolgerungen.

Nachdem wir im zweiten Teil unserer Abhandlung den morphologischen Aufbau der Pflanzen, die gewöhnlich in die Familie der Berberidaceen gestellt werden, kennen gelernt, sodann noch namentlich an einigen, von uns als »Typen« für die übrigen hingestellten, eine vergleichende Biologie versucht haben, wollen wir dazu übergehen, systematisch die Familie anzuordnen.

1. Historisches.

Sehen wir uns zunächst die bisherigen Einteilungsversuche an[2]).

Bentham et Hooker(108), die übrigens, wie wir oben erwähnten, auch

---

1) Nach Citerne sind oft von den Staubgefäßen der vierten oder fünften Sprossfolge der Cyma nur wenige des äußeren Kreises ausgebildet, während die übrigen kleine Höcker bleiben. Auch kann das ganze Andröceum abortieren.

2) Überall werden nur die Haupteinteilungsmerkmale angeführt, nicht die Unterscheidungen der ganz nahestehenden Gattungen.

die Lardizabalaceen zu den Berberidaceen stellten, haben die Form der Blätter sowie Zahl und Anheftung der Samenanlagen als Einteilungsprincipien benutzt.

Ihr System ist (mit Ausschluss der Lardizabalaceen).

* Folia penninervia, vel pinnatisecta, vel pinnatim 2—3 ternata, vel decomposita. Ovula pauca e basi erecta (Berberis, Bongardia, Leontice, Caulophyllum, Nandina).

** Folia pinnatim 1—3 ternata. Ovula ad ventrem biseriata (Vancouveria, Epimedium, Aceranthus).

*** Folia palminervia, vel palmiloba vel bipartita. Ovula ad ventrem 2—∞ serialia (Diphylleia, Jeffersonia, Podophyllum, Achlys).

Asa Gray(113) unterscheidet die nordamerikanischen Gattungen nach der holzigen oder krautigen Beschaffenheit ihres oberirdischen Stammes, weiterhin nach Form des Embryo und Öffnungsweise der Antheren.

Tribe I. Berberideae. Shrubs. Embryo large, cotyledons flat (Berberis).
Tribe II. Nandineae. Herbs. Embryo short or minute.
* Anthers opening by uplifted valves (Caulophyllum, Diphylleia, Jeffersonia).
** Anthers not opening by uplifted valves (Podophyllum).

Baillon(4) hat außer einer Serie I und II (Lardizabalaceen und Erythrospermeen).

Sér. III. »Vinettiers« (Berberis, Leontice, Epimedium, Nandina).
Sér. IV. »Podophyllées« (Podophyllum, Jeffersonia, Diphylleia, Achlys).

Bei Prantl (23) treffen wir schon eine ausführliche Berücksichtigung aller Merkmale. In erster Linie ist nach ihm der Besitz von Nectarien wichtig.

A. Ohne Honigblätter. Stauden.
  a. Samenanlagen zahlreich oder wenige an der Bauchnaht; Blütenhüllen vorhanden; Blüten einzeln oder in Trugdolden.
    α) Antheren mit Längsspalten (Podophyllum).
    β) Antheren mit Klappen (Jeffersonia, Diphylleia).
  b. Samenanlagen einzeln, grundständig, keine Blütenhülle (Achlys).
B. Mit Honigblättern.
  a. Antheren mit Längsspalten (Nandina).
  b. Antheren mit Klappen.
    α) Samenanlagen an der Bauchnaht (Ranzania[1]), Epimedium).
    β) Samenanlagen wenige oder einzelne grundständig.
      I. Stauden (Leontice).
      II. Sträucher (Berberis).

Die ausführlichste Einteilung hat Citerne(6) gegeben. Wichtige Prin-

1) S. Nachtrag von Engler (8).

cipien sind nach ihm die holzige oder nicht holzige Beschaffenheit des Stammes, die Ausbildung der Frucht und die Knospenlage der Blätter.

I. Mahoniées. Arbustes. Baie.
   a. Pétales sans glandes. Anthères à déhisc. long. Placenta marginal 1. Nandina.
   b. Pétales à deux glandes. Anthères à déhisc. valv. Placenta subbasilaire . . . . 2. Mahonia, 3. Berberis.

II. Epimédiées. Herbes vivaces. Feuilles à préfol. non révol. Fruit non baccien.
   a. Placenta basil. Graines sans arille à tegum. épais ou charnu 4. Caulophyllum, 5. Leontice.
   b. Placenta marginal. Graines arillées 6. Epimedium, 7. Jeffersonia.
   c. Pas de périanthe. Ovule unique basil. Capsule . . 8. Achlys.

III. Podophyllées. Herbes vivaces. Feuilles palmées à préfol. révolutée. Baie. . . . . 9. Podophyllum, 10. Diphylleia.

— Sei uns eine Gesamtkritik der bisherigen Einteilungsversuche gestattet, so wäre etwa zu sagen, dass überall zu wenig der morphologische Aufbau berücksichtigt ist, die holzige oder krautige Beschaffenheit der oberirdischen Teile zu sehr im Vordergrunde stand, ebenso die Ausbildung der Frucht. Überschätzt ist sodann von Asa Gray die Bedeutung der Größe des Embryo; einen positiven Fehler haben Prantl und Citerne begangen, da der erstere Jeffersonia, der zweite Nandina als nectarienlos ansahen [1]).

2. Versuch einer systematischen (Neu-)Einteilung der besprochenen zehn Gattungen.

Recapitulieren wir dafür zunächst den morphologischen Aufbau:

Berberis: Sectio Brachycladae hat einen Hauptspross ohne Endblüte; aus den oberen Blättern (resp. Dornen) desselben entspringen axillär Kurztriebe, die Blätter und Blüten tragen, während die übrigen Kurztriebe blütenlos sind.

Berberis: Sectio Abrachycladae I. Insignes ist genau wie vorige gebaut, nur sind die Kurztriebe stets laubblattlos. Berberis: Abrachycladae II. Negerianae und Mahonia lassen ihre Kurztriebe, die nur Blüten, niemals Blätter besitzen, aus den unteren Niederblättern eines jeden Sprosses hervorgehen.

Alle übrigen Gattungen schließen ihren Hauptspross mit dem Blütenstande. Wir haben entweder holzige oberirdische oder krautige mit dem unterirdischen Rhizom ausdauernde Gewächse. Bei einigen von letzteren wird das Sympodium aus der Achselknospe eines oberen Niederblattes fortgesetzt (Epimedium, Leontice, Ranzania(?) und Achlys oder aber eines unteren und zwar entweder in einer von der bisherigen abweichenden

1) Entgegen seinen eigenen Angaben im Text.

Richtung (Jeffersonia) oder in der gleichen (Podophyllum, Diphylleia). Es liefert demnach der morphologische Aufbau ein gutes Einteilungsprincip, das bisher noch nirgends berücksichtigt wurde. Natürlich kann überall, falls durch Verletzung die betreffende das Sympodium fortführende Knospe verletzt wird, eine andere diese Rolle übernehmen, so dass nicht an jedem Rhizom die normale Sachlage zu Tage tritt.

Weniger wichtig sind die übrigen morphologischen Merkmale, die den Habitus der Pflanze betreffen, ob

1) der Hauptstamm Laubblätter hat oder nicht,
2) der unterirdische Stamm ein Rhizom oder eine Knolle ist,
3) der Blütenstand eine Einzelblüte, Cyma oder Ähre bildet.

Denn gerade die nächstverwandten Pflanzen verhalten sich hierin oft verschieden, wie Epimedium, Leontice und Podophyllum uns beweisen. — Wichtiger, wenigstens für die Trennung einzelner Gattungen, sind oft feinere morphologische Momente, die für gewöhnlich zur systematischen Unterscheidung nicht verwandt werden können, so

1. Die Form der »Primärblätter«, d. h. der ersten Laubblätter nach den Cotyledonen.
2. Die Spirale, in der die Blätter angeordnet sind (meist $^2/_5$, bei Jeffersonia $^3/_8$, bei Nandina und Podophyllum $^1/_2$, bei Leontice wechselnd). Doch finden wir öfters schwächere Sprosse in einer niederen Spirale als die Norm (so z. B. Mahonia $^1/_3$, Achlys $^1/_2$).
3. Die Form der Laubblätter, ob abgerundet oder spitz (ersteres nur bei Jeffersonia, Achlys, Podophyllum, Diphylleia).
4. Die Knospenlage der Fiederblättchen.
   a) Blätter in der Knospe aufgerichtet, einfach in der Mitte gefaltet (Nandina), außerdem noch oft gewickelt (Jeffersonia, Achlys), beide Ränder eingerollt (Epimedium, Leontice).
   b) Blätter in der Knospe zurückgeschlagen (Podophyllum, Diphylleia).
5. Die Krümmung des Stammes oder Blattstieles bei Durchbrechen durch die Erde. Bei einigen ist er etwas oberhalb der Mitte schon unter dem Schutze der Tegmente gekrümmt (Epimedium), bei anderen erst nach Sprengung der Knospenhüllen (einige Leontice), wieder anderswo ziemlich oder ganz gerade. Auch hier ist zu bemerken, dass die schwächeren Stämme oder Blattstiele sich oft abweichend verhalten.

Andere Merkmale wie die Articulation der Blätter sind unwichtiger, da die nächst verwandten sich ganz abweichend verhalten (Leontice).

Ein biologisches Verhalten soll noch erwähnt werden, dass im gewissen Sinne für Unterscheidung brauchbar ist; dass nämlich bei Epimedium und Verwandten ein Laubblatt der obersten Achselknospe normal proleptisch austreibt, bei Podophyllum und Verwandten dagegen höchstens ausnahmsweise, und dann in vorgerückterer Vegetation, oder durch Treibhausculturen.

Die Blüte ist 2- oder 3-zählig, mitunter kommt auch eine Mischung von beiden vor; die Zahl der Sepalenkreise wechselt (bei Nandina 7—8, sonst meist 2). Ein Perigon fehlt bei Achlys.

Die Petalen haben Nectarien in beiden Kreisen (Berberis, Mahonia, Epimedium, Ranzania, Leontice, Jeffersonia), in einem bei Nandina; ganz fehlen sie bei Podophyllum und Diphylleia. Auch kann die Größe der Petalen wichtig sein.

Ferner sind letztere und vor allem die Stamina dédoubliert oder haben wenigstens Neigung dazu, andere bleiben stets ungefiedert. Gerade Leontice aber zeigt wieder beide Typen.

Die Antheren öffnen sich mit Längsspalten bei Podophyllum und Nandina, mit Klappen bei allen übrigen Gattungen.

Die Placentation und Zahl der Samenanlagen ist oft auch bei derselben Species sehr variabel. Immerhin kann man sagen: 1 grundständige hat Achlys, 2 — mehrere: Berberis und Nandina, mehrere grundständige: Leontice, mehrere — viele parietale die übrigen und zwar in 2 Zeilen bei Mahonia, Epimedium, Ranzania (?), Diphylleia, in mehreren bei Jeffersonia und Podophyllum. Die Frucht ist eine Beere bei Berberis, Mahonia, Nandina, Ranzania, Podophyllum, Diphylleia, eine Kapsel bei Epimedium, Leontice, Jeffersonia, Achlys.

Nach dieser Zusammenstellung der morphologisch wichtigen Merkmale wollen wir auch eine solche bei den anatomischen versuchen[1]).

Für die holzigen Gattungen charakteristisch ist die Korkbildung im Pericykel; die besondere Mächtigkeit des Xylems, eine teilweise Verholzung des Markes etc. Für die krautigen dagegen, ob corticale Gefäßbündel im Rhizom vorhanden sind (Podophyllum, Diphylleia, Achlys) oder fehlen, ferner ob der Kork pericyclisch angelegt wird (Epimedium, Achlys) oder weiter nach außen.

Die Gefäßbündel der oberirdischen Stämme sind bei Podophyllum und Diphylleia insofern nach Monocotylenart angeordnet, als wir »markständige« Blattspurstränge bei ihnen sehen. Achlys zeigt oft 2 völlig von einander getrennte Kreise, ebenso einige Mahonia-Arten; Epimedium, Nandina, Ranzania, Jeffersonia, meist auch Achlys haben dagegen 2 ineinander eingreifende Kreise; Leontice weist wieder Übergänge zwischen diesen Typen auf.

In der Blattanatomie ist es noch schwieriger, charakteristische Trennungsmerkmale aufzufinden. Der Blattstiel ist bei den krautigen Pflanzen fast überall wie der Hauptstamm gebaut. Die Lamina zeigt gerade bei den nächst verwandten Arten oft erhebliche Unterschiede: so tragen viele Leontice- und einige Berberis-Arten Stomata auf beiden Seiten, während alle übrigen diese nur unterseits haben.

---

1) S. a. Citerne und Vesque (107).

Das von Citerne angegebene Merkmal: die Anzahl der Bündel im Mittelnerv des Blattes (Jeffersonia und Leontice 1, alle übrigen mehrere) scheint mir wenig wert zu sein, auch die Ausbildung einer »Randleiste« dürfte keine natürliche Einteilung gewähren. Bei Berberis, Mahonia, Epimedium läuft ein Gefäßbündel dem Blattrande parallel, ein dicker es umfassender Sklerenchymbelag geht bis zur Epidermis; bei Nandina sind Bündel und Sklerenchym durch einige Zellschichten getrennt, und alle übrigen Gattungen haben überhaupt kein Bündel, sondern nur mehr oder minder verdickte Zellen am Blattrande.

Die Wurzelanatomie weist nichts zu erwähnendes auf.

Blütenanatomisch wäre aber zu beachten, dass die Nervatur der Blumenblätter überall sehr constant ist. Wir haben einen unverzweigten (selten nach der Spitze hin wenig verzweigten) Mittelnerv und beiderseits einen starken Seitennerv, der mindestens einen großen Ast abgiebt. Öfter können Verschmelzungen am Grunde zwischen diesen 3 Nerven eintreten. Nur bei den Petalen von Podophyllum sah ich sicher mehr als diese Anzahl. Diphylleia habe ich leider nicht untersucht.

Auf Grund der eben zusammengestellten Merkmale sehen wir, dass ohne weiteres einige Gattungen unleugbar Verwandtschaft zeigen, es sind dies Berberis und Mahonia, dann Epimedium und Leontice und endlich Podophyllum und Diphylleia. Wir wollen gleich diese drei Gruppen: die Berberideen, Epimedieen und Podophylleen benennen. Die vier übrigen Gattungen: Ranzania, Nandina, Jeffersonia und Achlys haben aber Merkmale von je 2 dieser Gruppen und sind daher auch verschieden gestellt worden und zwar

Ranzania von dem Entdecker Ito zu den Podophylleen, von Engler (ohne Angabe näherer Gründe) zu den Epimedieen;

Nandina von Citerne zu den Berberideen, von Prantl und Baillon näher zu den Epimedieen;

Jeffersonia und Achlys von den meisten zu den Podophylleen, von Citerne zu den Epimedieen.

Es dürfte daher gerechtfertigt sein, noch ein wenig ausführlicher auf ihre systematische Stellung einzugehen.

T. Ito scheint Ranzania hauptsächlich deshalb zwischen Podophyllum und Diphylleia gestellt zu haben, weil sie 2 opponierte Blätter (die übrigens sich aber auch bei einigen Epimedien wie z. B. bei E. sinense finden) und eine Beerenfrucht ähnlich wie Podophyllum hat. Wir sahen aber bei der genaueren Besprechung, dass die Anatomie des Stammes völlig wie bei den Epimedieen ist, ebenso die Blattform, die Ausbildung von Nectarien an den Petalen und deren Größe selbst (z. B. wie bei Leontice). Endlich findet sich auch wie bei Epimedium alpinum das proleptische Austreiben der Achselknospe an der Basis des Stammes.

Hier dürfte somit kaum ein Zweifel obwalten, dass wir eine typische Epimediee vor uns haben.

Die Stellung von Nandina ist m. Er. von Citerne verkannt worden. Einfach darum, weil sie ein Strauch ist, darf man sie wohl nicht in die Nähe von Berberis und Mahonia bringen. Das erinnert doch zu sehr an die Einteilungsweise des alten Theophrast. Gemeinsam hat Nandina mit Mahonia das racemös eoclade Wachstum der Blätter, die Faltung der Teilblättchen in der Knospenlage und den Besitz von Beerenfrüchten. Aber das sind alles keine besonders wichtigen Merkmale, außer vielleicht dem zweiten, das sonst bei den Epimedieen im engeren Sinne constant ist. Das Blattwachstum ist aber, wie wir sahen, bei den einzelnen Sectionen von Leontice verschieden, und was die Wichtigkeit der Fruchtform anlangt, so brauchen wir bloß an Gattungen aus anderen Familien, z. B. an Yucca zu denken, um einzusehen, dass auch dies für uns nicht maßgebend zu sein braucht.

Übereinstimmend mit den Epimedieen aber sind bei Nandina die durch die Inflorescenz abgeschlossene Hauptachse, die Stellung der Gefäßbündel im Stamme, die Form des gefiederten Blattes, die zahlreichen Kelchblattkreise, mit Leontice ferner das leicht gekrümmte Endosperm. Gewisse Berührungspunkte mit Epimedium ergeben sich bei Vergleich des reifen Samens. Endlich sind auch die Primärblätter abweichend von Berberis und Mahonia gleich wie die folgenden ausgebildet.

Doch hat Nandina auch specifische Merkmale, so vor allem das Öffnen der Antheren durch Längsspalten.

Ich glaube, wir thun am besten, wenn wir die Pflanze als einen Zweig der Epimedieen betrachten, der sich schon vor längerer Zeit von der Hauptgruppe getrennt hat. Dafür spricht auch das isolierte geographische Vorkommen von Nandina.

Bei Jeffersonia wäre man durch den Habitus der Pflanze sehr leicht verleitet[1]), sie zu Podophyllum zu stellen, und wurde dies früher allgemein gethan. Citerne war der erste, der dies als nicht zulässig erkannte, Hildebrand (71) hat sich ihm dann angeschlossen. Die terminale Einzelblüte, die Form der abgerundeten Blatthälften (die an Diphylleia erinnern), und das normal vorkommende Dédoublement in Petalen und Staubgefäßen dürfen nicht als entscheidend gelten (letzteres z. B. findet sich auch bei einigen Leontice-Arten). Wichtiger wäre schon die Fortsetzung des Sympodiums aus der Achsel eines unteren Niederblattes im Gegensatz zu

---

1) Holm (39) verkennt völlig die Bedeutung der biologischen Eigentümlichkeiten für die Systematik, wenn er sagt: es besäßen »Diphylleia, Podophyllum, Jeffersonia, Caulophyllum, Actaea, Cimicifuga . . . a numbre of biological peculiarities that might even lad to a more correct understanding of their true relationship than such small and insignificant floral characters as are used for the establishment of »orders«. — Danach könnte man ja Analogieen und Homologieen nicht trennen. Mit Holm stimme ich darin überein, dass der Systematiker mehr Biologe sein soll als bisher.

den Epimedieen; doch geht sie auch nicht in derselben Richtung vor sich, wie bei Podophyllum und Diphylleia, sondern in einer von der bisherigen abweichenden.

Für den Anschluss an die Epimedieen sprechen aber wohl gewichtigere Gründe, nämlich einmal die Form der Primärblätter, die sich nicht von den späteren unterscheiden, die Ausbildung des Rhizoms und Wurzelsystems, die Anordnung der Gefäßbündel im Stamme, die Nectarien an den Blumenblättern, das Vorhandensein eines Arillus am Samen, ganz zu schweigen von dem Besitz einer Kapselfrucht und dem biologischen Verhalten, dass sich die Blätter erst nach der Blüte stark entwickeln, was nicht für die Podophylleen so sehr zutrifft.

Wie Nandina wollen wir daher auch Jeffersonia als einen früh vom Hauptstamm der Epimedieen abgetrennten Zweig betrachten.

Achlys endlich wird wie Jeffersonia von Citerne in die Nähe von Epimedium gestellt, während es bis dahin meist in der Nähe von Podophyllum seinen Platz fand. Ich möchte das Gleiche thun vor allem deshalb, weil die Winterknospen den gleichen morphologischen Aufbau wie dort zeigen. Desgleichen ist die Knospenlage ähnlich wie bei einer Epimediee, nämlich Jeffersonia, auch die Kapselfrucht schließt sich an die Kapseln von Epimedium, Leontice und Jeffersonia an. Die Korkbildung im Rhizom ist pericyclisch wie bei Epimedium, die Gefäßbündel im oberirdischen Stamme ebenfalls ähnlich angeordnet.

Mit den Podophylleen hat Achlys nur gemeinsam die corticalen Bündel im Rhizom und den Mangel von Nectarien in der Blüte. Letzteres Merkmal spricht aber nur scheinbar für den Anschluss an Podophyllum. Denn es fehlt ja überhaupt eine Blütenhülle, so dass natürlich auch Anhangsorgane derselben nicht da sein können. Schließlich finden sich bei Achlys einige nirgendwo sonst auftretende Eigentümlichkeiten: der Blütenstand bildet nämlich eine Ähre und nur eine grundständige Samenknospe ist vorhanden.

Vielleicht können wir Achlys als eine Gattung betrachten, die sich früh von dem Stamme der Epimedieen abgetrennt hat, nicht allzu lange nach einer Scheidung der Podophylleen von den Epimedieen.

Nachdem wir die 4 isolierten Gattungen jetzt, was ihre Verwandtschaften anlangt, näher kennen gelernt haben, können wir versuchen, einen Stammbaum zu construieren (s. Fig. 30). Man wird Bitter's[1]) Bemerkungen betreffs solcher Versuche ja allerdings sehr beherzigenswert finden müssen, darum glaube ich aber doch, dass die Form eines Stammbaums das beste Mittel ist, um dem Auge einen guten Übersichtsblick zu geben, wie man sich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen unter einander — denkt.

Aus unseren 10 besprochenen Gattungen könnten wir jetzt leicht eine

1) Zur Morphologie und Systematik von Parmelia, Untergattung Hypogymnia. Hedwigia Bd. 40. Dresden 1901, p. 271- 273.

Familie »par enchaînement« bilden. Es bliebe aber noch übrig, zu untersuchen, ob die Verwandtschaft zwischen den Berberideen und Epimedieen gleich nahe der zwischen letzteren und den Podophylleen ist, und ob wir nicht Pflanzen finden könnten, die aus anderen »Familien« stammend, dieses enchaînement erweitern könnten. Sehen wir uns zu diesem Zwecke in den Nachbargruppen um, kämen für die nächste Verwandtschaft nur die Lardizabalaceen und Ranunculaceen in Betracht. Von beiden sind die Berberidaceen durchgängig getrennt nur durch ihr eines Carpell nach der allgemeinen Ansicht, aber wenn wir bedenken, dass bei einigen Actaea- und Delphinium-Arten auch nur eines vorkommt, während andere mehr-

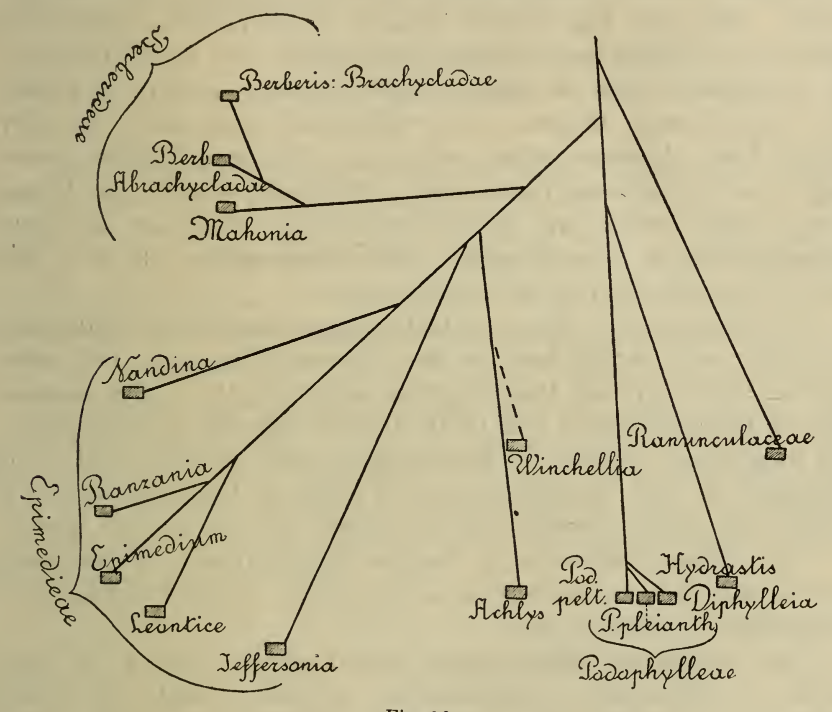


Fig. 30.

karpellig sind, müssen wir uns von der Unzulänglichkeit dieses Merkmals überzeugen, zumal wenn wir zuweilen auch bei den Berberidaceen-Gattungen mehrere Carpelle finden.

Die Lardizabalaceen sind außerdem noch gekennzeichnet durch ihre Ausbildung als Kletterpflanzen (außer Decaisnea insignis), die Diklinie, den Mangel oder die geringe Ausbildung der Corolla (die ja aber auch Achlys fehlt), und die Dehiscenz der Antheren in Längsspalten (wie aber wieder bei Podophyllum und Nandina). Citerne findet noch einige anatomische Merkmale, so legen die holzigen Lardizabalaceen ihren Kork cortical, die holzigen Berberidaceen pericyklisch an. Allein wir hatten oben

schon Gelegenheit, uns zu überzeugen, wie schwankend dies bei nahe Verwandten sein kann.

Unter den Ranunculaceen sind es einmal einige mit 3-zähligen Blüten versehene Anemoneen, nämlich Anemone, Pulsatilla und Hepatica, die sich wesentlich nur durch ihre vielen Fruchtblätter von den Berberidaceen unterscheiden. Dann aber stehen in ganz besonders naher Verwandtschaft die beiden Gattungen Glaucidium und Hydrastis[1]).

Besprechen wir letztere ein wenig genauer[2]). Hydrastis hat ein sympodial wachsendes Rhizom, doch wird im Gegensatz zu den nächst stehenden Podophylleen das Sympodium zwar auch aus einer Achselknospe eines unteren Niederblattes, aber nicht in bisheriger Richtung fortgesetzt. Wir haben hier vielmehr dadurch ein polypedisches System, eine Mischung von Wickel und Schraubel (wie ähnlich auch bei Jeffersonia). Die unterirdische Achse ist außerdem nicht kriechend, sondern ein knollen- oder kuchenförmiger Körper, der vertical in der Erde steht. Ein Querschnitt durch denselben zeigte mir stets außer dem Gefäßbündelringe, einige eine Strecke lang rindenständig verlaufende Bündel. Die Winterknospen sind ähnlich wie bei Podophyllum. Es folgen auf einige Schuppenblätter 2—3 weiße größere dicke Scheidenblätter, alle in $^1/_2$ Stellung mit wechselnder Zahl der Achselknospen.

Nun setzen aber die beiden am Blütenstengel ausgebildeten handförmigen Laubblätter nicht ihre Stellung um einen gewissen Winkel um. Doch unterscheiden sich darin auch Podophyllum und Diphylleia. Die Knospenlage der Teillappen nähert sich bei Hydrastis mehr der von Epimedium. Der Hauptstamm ist aber bei Durchbrechen durch die Erde nicht so tief gekrümmt wie dort, sondern nur an der Stelle der Laubblattinsertion, so daß die Inflorescenz jedenfalls nur vom Blatte von oben bedacht wird.

Die 3-zählige Blütenhülle (die übrigens nicht die typische Berberidaceennervatur hat) darf als reduciert angesehen werden, da nur 3 weißlich grüne Perigonblätter vorhanden sind.

Den eigentlichen »Schauapparat« bilden, wie bei Achlys die Staubgefäße, sie stehen zwar in Spiralstellung in großer Anzahl, doch wäre dies kein zu gewichtiger Unterschied gegen Podophyllum, da bei den Anemoneen sich Übergänge von der spiraligen zur cyclischen Stellung finden. Die Antheren öffnen sich mit Längsspalten, die Teilfrüchte sind Beeren; das äußere Integument der Samenanlagen ist wie bei allen Berberidaceengattungen länger als das innere, was den Ranunculaceen im allgemeinen nicht zukommt. Auch die geographische Verbreitung von Hydrastis schließt sich eng an

1) Schumann (50) ist, wie mir scheint, mit Recht der Ansicht, dass der Prantl'sche Typus der Päonieen in zwei gut getrennte zerlegt werden müsse, nämlich in die Päonieen i. eng. S. (mit Paeonia) und die Hydrastideen A. Gray mit Hydrastis und Glaucidium.

2) Ausführliches bei Schumann (50). Hier auch die wichtigere Litteratur.

Podophyllum an. Die Pflanze wächst vom subarktischen Canada bis nach den mittleren vereinigten Staaten.

Glaucidium konnte ich leider nicht untersuchen, doch steht sie, wie allgemein bekannt, Hydrastis sehr nahe.

Die Hydrastideen sind somit Podophyllum ungemein nahe verwandt, die vorhandenen Unterschiede sind nirgends fundamentale; sie stehen dieser Gattung mindestens so dicht wie etwa Achlys oder Jeffersonia.

Wenn wir ganz streng nach den bekannten Worten Engler's (112) in seinen »Principien der Systematik« vorgehen wollten, müssten wir, da keine wirklich durchgreifende Grenze sich finden lässt, eine große Familie aufstellen mit den Unterfamilien:

1. Paeonieen	4. Hydrastideen	7. Berberideen
2. Helleboreen	5. Podophylleen [1])	8. Lardizabaleen.
3. Anemoneen	6. Epimedieen	

Aus Zweckmäßigkeitsgründen werden wir aber eine Trennung in mehrere Familien vorziehen. Es ist ja eigentlich ein bloßer Wortstreit, wie auch Reinke z. B. in seiner Arbeit über die Assimilationsorgane der Leguminosen (Pringsh. Jahrb. Bd. 30 1897) bei einer ähnlichen Gelegenheit dem Sinne nach bemerkt, aber es wäre unconsequent, wenn wir die Ranunculaceen, Berberidaceen und Lardizabalaceen trennen und die ebenso isoliert wie diese stehenden Podophylleen bei einer der anderen Gruppen einseitig belassen.

Ich möchte daher vorschlagen, wenn man eine große Familie nicht haben will, auch die Berberidaceen (Berberideen und Epimedieen) von den Podophyllaceen (Podophylleen) zu trennen; die Hydrastideen könnte man, wenn man ein unbedingt in normalen Fällen wenigstens zutreffendes Unterscheidungsmerkmal braucht und dies in der Pluricarpellität sieht, ja bei den Ranunculaceen belassen.

Verwandtschaftliche Verhältnisse bestehen zwischen den beiden von uns besprochenen Familien und den übrigen Familien der »Polycarpicae« natürlich in ungleichem Maße. Es kann hier auf diese schon so oft erörterten Dinge nicht näher eingegangen werden. Die Verwandtschaft zwischen Sanguinaria, also einer Papaveracee, und Jeffersonia, die Baillon (4) z. B. annahm, scheint mir aber nicht besonders nahe zu sein trotz des übereinstimmenden Habitus, denn hat erstere bereits ein typisches Rhoeadinendiagramm.

Es bleibt noch übrig, eine systematische Übersicht der 10 zu unseren beiden Familien gestellten Gattungen zu geben. Das allen gemeinsame, das sie von den übrigen Polycarpicis trennt, möge bei Prantl oder Citerne nachgelesen werden.

---

1) Gruppen 4 u. 5 auch eventuell in eine zusammenzuziehen.

I. Nectarien vorhanden. Blätter gefiedert oder auf die Endfieder reduciert . . . . I. Berberidaceae.

A. Inflorescenzen am Sympodialglied seitlich. Erste Blätter nach den Cotyledonen von den folgenden abweichend.
Holzpflanzen. Blätter in $^2/_5$-Spirale. Blätter resp. Teilblättchen zugespitzt, seltener rund. Staubblätter mit Klappen aufspringend. Samenanlagen 2-∞, basilär bis parietal . . . . . A. Berberideae.

1. Blütentragende Kurztriebe mit oder ohne vorhergehende Laubblätter aus der Achsel erhaltener oder dorniger oberer Langtriebblätter. Blätter ungefiedert. Blätter in der Knospenlage leicht kahnförmig umgebogen . . . . 1. Berberis[1]).
2. Blütentragende Kurztriebe ohne vorhergehende Laubblätter aus der Achsel tiefstehender Niederblätter. Blätter gefiedert. Blätter in der Knospenlage in der Mitte gefaltet oder flach . . . . 2. Mahonia.

B. Inflorescenzen am Sympodialglied endständig. Erste Blätter nach den Cotyledonen, soweit bekannt[2]), von den folgenden nicht wesentlich verschieden . . . . B. Epimedieae.

1. Antheren mit Längsspalten aufspringend. Holzpflanze. Blätter mehrfach gefiedert. Teilblättchen in Knospenlage einfach median gefaltet. Blütenstand cymös.
   Blätter in $^1/_2$-Spirale. Samenanlagen zwei bis mehrere, basilär bis parietal. Beere 3. Nandina.
2. Antheren mit Klappen aufspringend. Kräuter mit ausdauerndem sympodialem Rhizom (seltener Knolle). Sympodium durch die Achselknospe eines oberen Niederblattes in bisheriger Richtung fortgesetzt.
   α. Blätter mehrfach bis einfach gefiedert; die meist spitz zulaufenden Teilblättchen in Knospenlage

---

1) Ausnahme: Berb. Negeriana; Sectionseinteilung s. p. 650.

2) Bei Epimedium, Ranzania und Achlys noch unbekannt.

median gefaltet und beide Ränder eingerollt. Blütenstand cymös.

a. Blätter in $^2/_5$-Spirale. Stamm resp. Blattstiel etwas oberhalb der Hälfte noch unter dem Schutz der Tegmente stark nach abwärts gekrümmt. Petala ziemlich groß. Samenanlagen viele parietal, 2-zeilig angeordnet. Samen mit Arillus. Kapsel . . . . 4. Epimedium.

b. Blattspirale wechselnd. Stamm resp. Blattstiel erst nach Sprengung der Knospenhüllen nach abwärts gekrümmt oder aus der Erde gerade heraustretend. Petala klein, öfter nur noch in Schuppenform. Samenanlagen wenige grundständig. Samen ohne Arillus. Kapsel . . . . . . 5. Leontice.

c. Blattspirale $^1/_2$ (?). Stamm wahrscheinlich gerade aus der Erde tretend[1]). Petala klein, Samenanlagen viele parietal. Samen ohne Arillus. Beere 6. Ranzania[1]).

β. Blätter einfach gefiedert, von den rund zulaufenden Teilblättchen nur das mittelste in Knospenlage median gefaltet; beide Ränder nicht eingerollt. Blütenstand: Ähre.

Blätter in $^2/_5$-Spirale. Stamm resp. Blattstiel ziemlich gerade aus der Erde tretend, oft letzterer nur an dem Laminaranfange leicht geneigt. Perigon fehlt. Eine grundständige Samenknospe. Kapsel . . . . 7. Achlys.

3. Antheren mit Klappen aufspringend. Kräuter mit ausdauerndem sympodialem Rhizom. Sympodium durch die Achselknospe eines unteren Niederblattes nicht in bisheriger Richtung fortgesetzt.

Blätter 2-teilig; die an der Spitze abgerundeten Teilblätter in

1) Bei Ranzania unbekannt, wie Blattspirale etc. s. p. 679.

Knospenlage gegen einander gefaltet. Einzelblätter.

Blätter in $^3/_8$-Spirale. Samenanlagen viele parietal in mehreren Zeilen . . 8. Jeffersonia.

II. Keine Nectarien. Kräuter mit sympodial wachsendem Rhizom. Blätter nie gefiedert.

Sympodium aus der Achselknospe eines unteren Niederblattes in bisheriger Richtung fortgeführt. Blattlappen in Knospe nach unten umgeschlagen. Stamm beim Hervortreten durch die Erde gerade.

Inflorescenz terminal. Teillappen an der Spitze abgerundet. Perigon vorhanden. Beere II. Podophyllaceae.

1. Blattspirale: regelmäßige $^2/_5$. Antheren mit Klappen aufspringend; wenige parietale Samenanlagen in 2 Zeilen . . . . 1. Diphylleia.
2. Blattspirale nicht regelmäßige $^1/_2$. Antheren mit Längsspalten aufspringend. Viele parietale Samenanlagen in mehreren Zeilen 2. Podophyllum.

Anzuschließen wäre hier von den Ranunculaceae:

III. Sympodium aus der Achselknospe eines unteren Niederblattes nicht in bisheriger Richtung fortgesetzt. Blattlappen in Knospe nicht nach nnten umgeschlagen. Stamm beim Heraustreten aus der Erde gekrümmt.

Blattspirale regelmäßige $^1/_2$. Perigon gering. Antheren mit Längsspalten aufspringend. Mehrere Carpelle. Zwei grundständige Samenanlagen; zusammengesetzte Beere . . . . . . 1. Hydrastis.

3. Pflanzengeographische Zusammenfassung.

Wir hätten nun nur noch zu untersuchen, und zwar im Zusammenhange, ob die einzelnen Gattungen in Arealen leben, die in pflanzengeographischer Beziehung einheitlich, von ihren Nachbargebieten aber verschieden sind oder nicht.

Es sind gefunden worden:

1) Diphylleia, Jeffersonia, Achlys und Leontice Sectio Caulophyllum im östlichen Nordamerika und den Amurländern und dem japanischen Gebiete;

2) Nandina und Ranzania nur im chinesisch-japanischen Gebiet;
3) Leontice (excl. Sect. Caulophyllum) in Centralasien, Amurländern, Orient-Nordafrika;
4) Epimedium in denselben Gebieten wie 3), nur westlich weiter nach Südeuropa, südlich nach dem Himalaya, östlich nach Japan und in einer abweichenden Art nach dem westlichen Nordamerika reichend;
5) Podophyllum im östlichen Nordamerika und in Südchina und dem Himalayagebiet.
6) Mahonia im westlichen Nordamerika, südlich bis Centralamerika vorgehend, — und in Südchina und dem Himalayagebiet.
7) Berberis in fast ganz Europa, Nordafrika, selbst bis an den Äquator hier vorstoßend, dem nicht tropischen Asien, dem östlichen Nordamerika, vereinzelt im westlichen, in Central- sowie im nördlichen und östlichen Südamerika, sehr entwickelt im Andengebiet mit Ausläufern bis Feuerland und Südbrasilien.

Auffallen wird zunächst, dass mehrfach ein und dieselbe Gattung im östlichen Nordamerika einerseits und den Amurländern und Japan andererseits vorkommt (Gruppe 1). — Es ist ja eine altbekannte Thatsache, dass gerade Nordamerika und Ostasien z. T. eine ähnliche Vegetation aufweisen und dass dies mit großer Wahrscheinlickeit von einer ehemaligen Landverbindung zwischen den beiden Erdteilen herrührt. Ein Blick auf die Karten, die SCHIMPER's Pflanzengeographie beigegeben sind, zeigt uns auch, weshalb gerade das östliche Nordamerika und die Amurländer sich besonders darin ähnlich verhalten. Beide gehören nämlich zur Region der »Sommerwälder« (»alle Monate mäßig regnerisch oder mit Schneedecke«). Der westliche Teil der Vereinigten Staaten dagegen wird von einem »Grasflurgebiet« eingenommen und greift Gruppe 1) nirgends in dieses hinein.

Gruppe 2) ist entschieden subtropisch, Nandina als »Hartlaubgewächs« ausgebildet, Ranzania an feuchte Standorte der Gebirgswälder angepasst.

Gruppe 3) scheint in recht verschiedenen Gebieten zu wachsen, doch haben alle gemeinsam den trockenen warmen Sommer und die niederschlagsreichen Winter. Die Leontice-Arten sind auch in ihrem ganzen Habitus schön für das Ertragen größerer Trockenheiten eingerichtet.

Gruppe 4) hat sich in dem bei der vorigen Gruppe geschilderten Gebiete nur an feuchten Standorten, zumeist in größeren Höhen erhalten, überschreitet auch westlich und östlich dasselbe und gelangt in die Region der »Sommerwälder«.

Gruppe 5) findet sich einmal in Niederungen der Sommerwälder der östlichen Vereinigten Staaten und Canadas, dann in größeren Höhen an schattigen Standorten subtropischer Gegenden.

Gruppe 6) kommt in recht verschiedenen pflanzengeographischen Gebieten vor. Dementsprechend ist der Habitus wechselnd.

Gruppe 7) endlich wächst in fast allen Vegetationsgebieten der Erde,

in gemäßigteren in geringer Höhe über dem Meeresspiegel, in den subtropischen oder tropischen in größeren Höhen. Wir haben hier die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der einzelnen Teile.

Dürfen wir uns noch einen Ausblick auf das Alter der einzelnen Gruppen erlauben, so werden wir sagen müssen, dass alle mit Ausnahme von 4) u. 7) offenbar dürftige Reste von ehemals wohl reicher entwickelten Formenkreisen sind, da die heutigen Vertreter derselben nur an ganz wenigen, oft weit von einander getrennten Localitäten, vorhanden sind. Auch Mahonia werden wir hierhin stellen müssen, wenn sie auch in Amerika noch jetzt ein größeres zusammenhängendes Areal bewohnt. Ihre Entwickelung im Tertiär war nach den oben angeführten Funden weit größer als jetzt.

Sonst freilich lässt uns die Paläophytologie (mit Ausnahme von Winchellia) ganz im Stich, es bleibt aber dabei zu bedenken, dass die Erdteile Asien und Amerika noch lange nicht genügend erforscht sind.

Epimedium und Berberis allein zeigen eine reiche Gliederung in unserer jetzigen Erdperiode und haben auch die größte geographische Ausdehnung. Wir dürfen wohl in ihnen relativ junge Gattungen erblicken[1]).

Heidelberg, 20. April 1902.

Inhaltsangabe.

Seite

1) Von den drei Sectionen von Berberis ist Euberberis entschieden die jüngste, während Sect. Insignes und Sect. Negerianae alte Gruppen repräsentieren, die nur in spärlichen Resten auf die Jetztwelt überkommen sind.